Untersuchungen über Verschiedenheiten der Gewebeschichten krautiger Blütenpflanzen
in Beziehung zu entwicklungsgeschichtlichen Befunden Hans Winklers an Pfropfbastarden

Von Rosemarie Kasy
Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Wien

Mit 2 Textabbildungen

(Vorgelegt in der Sitzung am 8. März 1951)

Inhalt.

Einleitung.

Die Fragestellung für meine Untersuchungen ergab sich aus den entwicklungsgeschichtlichen Arbeiten Hans Winklers, welche zur Annahme einer gewissen Individualität der einzelnen peripheren Gewebelagen des Angiospermenstengels führen.

Die totipotenten Zellen des Archimeristems im Vegetationskegel erfahren nach Winkler (1932) eine sehr frühzeitige Determination. Dann aber ist der Charakter der aus diesen Zellen entstehenden Gewebe nur schwer mehr zu ändern, so daß sich die Schichtung der meristematischen Gewebelagen des Vegetationskegels meist im Bau der fertigen Pflanze widerspiegelt. Bei Periklinalchimären entstammen nun die sich überdeckenden Bildungsschichten den Zellen zweier verschiedener Arten; in diesem Spezialfall ist die Sonderung der verschiedenen Gewebelagen, insbesondere durch unterschiedliche Chromosomenzahlen, zytologisch einwandfrei faßbar. Bei der normalen Pflanze fällt dieses zytologische Merkmal weg.

Winkler arbeitete vor allem mit *Solanum*-Arten. Die erste von ihm erhaltene Periklinalchimäre (*Solanum tubingense* Winkler 1908) hatte eine *Solanum lycopersicum*-Epidermis; das Parenchym aber entstammte *S. nigrum.* Es war also eine haplochlamyde oder Monektochimäre. Die reziproke Form (*nigrum*-Epidermis und *lycopersicum*-Parenchym) erhielt er 1909. Auch der seit 1826 in Kultur befindliche *Cytisus Adami* ist eine solche Monektochimäre (vgl. Winkler 1910). Es hat sich gezeigt, daß die artfremde Epidermis die normalen Lebenserscheinungen nicht beeinträchtigt. Das kann dafür sprechen, daß das Zytoplasma wohl auch in der normalen Pflanze von dem der übrigen Gewebelagen verschieden wäre.

Von ganz anderer Seite haben dies vergleichend protoplasmatische Untersuchungen bestätigt, nämlich die Permeabilitätsstudien Höflers und Stieglers (1921—1930). Sie zeigen an *Gentiana Sturmiana* und anderen Pflanzen, daß nur die Epidermis den Porentyp der Permeabilität darstellt, in dem der kleinmolare, schwerer lipoidlösliche Harnstoff bedeutend rascher permeiert als größermolekulare, besser lipoidlösliche Substanzen, während im angrenzenden Parenchym gewöhnlich andere Verhältnisse obwalten. Auch weiterhin konnte der „rapide Harnstofftyp" nur in der Epidermis aufgefunden werden (zuletzt Url 1951). Morphologische und auch chemische Sondermerkmale der Epidermis (vgl. Linsbauer 1930) sind sehr reichlich bekannt, während solche in anderen Gewebeschichten viel seltener vorkommen. Damit steht

das relativ häufige und beständige Auftreten der Monektochimären in Einklang.

Etwas schwerer ist eine Verbindung herzustellen zwischen normaler Anatomie und Winklers Diektochimären bzw. auch Krenkes Triektochimäre (1933). Erstere konnte Winkler 1909 aus *Solanum nigrum* und *lycopersicum* wieder in zwei reziproken Formen erhalten. Hier entstammen nicht nur die Epidermis, sondern außerdem noch eine subepidermale Lage des Parenchyms einer anderen Art als die übrigen Parenchymlagen. Ganz besonders deutlich aber zeigt die Sonderstellung dieser subepidermalen Parenchymschichte die Monomesochimäre *Solanum Mendelianum* (Winkler), deren Subepidermis *Solanum lycopersicum,* Epidermis und übriges Parenchym aber *S. nigrum* angehören. Die subepidermale Lage des Vegetationskegels ist nach Winkler (1935) auch von besonderer entwicklungsgeschichtlicher Bedeutung (vgl. Lange 1927); aus ihr geht die Hauptmasse des Blattbinnengewebes hervor; sie ist am Aufbau der Achselsproß-Vegetationspunkte beteiligt und liefert außerdem in den meisten Fällen die Keimzellen.

Bei den Periklinalchimären findet eine gegenseitige Beeinflussung der sich überdeckenden verschiedenartigen Gewebelagen nicht statt (Winkler 1912); die einzelnen Schichten behalten ihren Eigencharakter bei, obwohl sie gemeinsam die morphologische Ausprägung der Chimäre bestimmen, also sich nicht etwa die *lycopersicum*-Epidermis der *nigrum*-Blattgestalt einfach als Haut anschmiegt. Während Winkler vor allem mit Blättern arbeitete, benutzte ich für meine Versuche nur Stengelgewebezellen[1].

Zur Veranschaulichung der Verhältnisse im Vegetationskegel der Winklerschen Periklinalchimären sei eine Abbildung aus Winkler 1935, etwas vereinfacht, wiedergegeben (Abb. 1).

Die Untersuchungsergebnisse Winklers legen es nahe, auch für die entsprechenden Gewebeschichten der normalen, nicht chimär gebauten Pflanze eine gewisse Individualität anzunehmen. Winkler selbst hat diesen Gedanken nur eben angedeutet (1935, S. 285). Wir fragen, ob sich diese Individualität auch in Charakteren des lebenden Protoplasten äußert. Dadurch erwachsen der vergleichenden Protoplasmaforschung neue Aufgaben, und die Forderung Webers (1929), nach „physiologischen Unterschieden bei morphologischer Gleichheit" zu suchen, erhält eine neue Be-

[1] Bezüglich der Chimärenliteratur nach Winkler darf auf Renner und Voss 1942 und Thielke 1951 sowie die dort zitierte deutsche und anglo-amerikanische Literatur verwiesen werden.

rechtigung. Während nämlich zur „plasmatischen Kennzeichnung verschiedener Gewebe derselben Pflanze" (Höfler 1932) die oben erwähnten Permeabilitätsuntersuchungen, die sich lediglich auf die plasmatische Sondernatur der Epidermis beziehen, beitrugen, wurde die Frage nach der Sonderstellung der subepidermalen bzw. auch der dritten Gewebeschichte von außen in der Literatur — soweit ich sehe — noch nicht behandelt. Hierzu kann

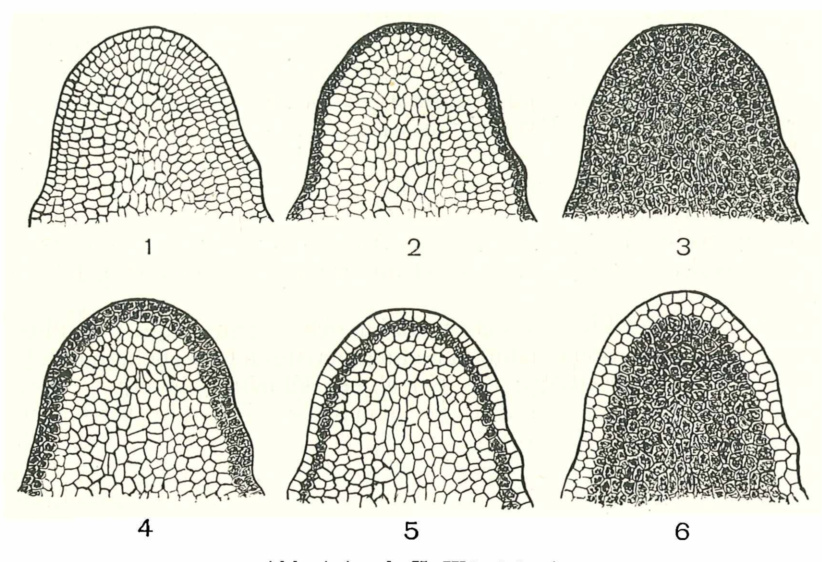


Abb. 1 (nach H. Winkler).

1. *Solanum nigrum*, 4. *Solanum proteus*,
2. *Solanum tubingense*, 5. *Solanum Mendelianum*,
3. *Solanum lycopersicum*, 6. *Solanum Gaertnerianum*.

aber der Nachweis der Sonderung der Schichten im Vegetationspunkt durch Winkler den Anstoß geben.

Durch meine Untersuchungen sollten nun die Verschiedenheiten der peripheren Stengelschichten krautiger Angiospermen, insbesondere aber die Frage nach der Sonderstellung der subepidermalen Gewebelage oder ersten Parenchymschichte, an einem möglichst umfangreichen Pflanzenmaterial geprüft werden. Zwar bin ich nicht auf vergleichende Untersuchungen des Zytoplasmas selbst eingegangen, die von großem theoretischem Interesse wären, aber doch im gesteckten Rahmen meiner Untersuchungen schwer-

lich zum Ziele geführt hätten. Vergleichende Permeabilitätsstudien werden zur Zeit in einer anderen Arbeit des Pflanzenphysiologischen Institutes mit ähnlicher Zielsetzung durchgeführt (vgl. Url 1951, 1952). Ich habe mich vielmehr damit begnügt, vor allem die Zellsäfte vergleichend zu untersuchen, deren Zusammensetzung ja auch ein Ausdruck der unterschiedlichen Tätigkeit des lebenden Protoplasten ist. Zu diesem Zwecke erschienen folgende Untersuchungen geeignet.

1. Prüfung der Gewebezellen auf Inhaltsstoffe, insbesondere das in den peripheren Gewebelagen des Stengels so weit verbreitete Anthozyan,
2. Prüfung der Eigenfluoreszenz der Zellsäfte,
3. Vitalfärbung mit basischen Farbstoffen.

Die spezielle Methodik wird am Eingang des jeweiligen dieser drei Hauptabschnitte meiner Untersuchung kurz zu behandeln sein.

Die Arbeit wurde in den Jahren 1949/50 am Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Wien unter Leitung von Herrn Prof. Dr. Karl Höfler durchgeführt, dem ich für die Anregung zu diesen Untersuchungen sowie für die stete Hilfsbereitschaft zu großem Dank verpflichtet bin.

Das Pflanzenmaterial.

Das Material für meine Untersuchungen wurde zum Teil aus dem Botanischen Garten der Universität Wien oder aus dem Versuchsgarten und den Gewächshäusern des Pflanzenphysiologischen Institutes im Augarten bezogen. Der weitaus größere Teil aber wurde auf Exkursionen in eine große Blechdose gesammelt. Wenn das Material nicht mehr am gleichen Tage verarbeitet werden konnte, wurde es ein bis zwei Tage in einem hohen bedeckten Glas, über dessen Boden nur wenige Zentimeter hoch Wasser stand, an einem kühlen Ort aufbewahrt.

Auf anthocyanführende Gewebe untersuchte ich vorwiegend Alpenpflanzen, welche zum Großteil im Sommer 1949 an den dem Ködnitztal zugeneigten Hängen der Glockner- und Schobergruppe in einer Höhe von etwa 1500 bis 2500 m eingesammelt wurden. Die Untersuchungen konnten hier mit Hilfe eines Reichert-Feldmikroskopes im Freiland ausgeführt werden. Weitere Alpenpflanzen entstammen dem „Thurnthaler" bei Sillian/Osttirol (italienische Grenze), einige auch der Raxalpe unweit von Wien.

Die Pflanzen niederer Lagen — und für Eigenfluoreszenzprüfungen und Vitalfärbungen kamen mit Ausnahme weniger Raxpflanzen nur solche in Betracht — entstammen zu einem großen Teil dem Bisamberg bei Wien sowie dessen näherer Umgebung, ferner dem Rohrwald, nordwestlich von Wien, dem Hundsheimer Kogel (Hainburger Berge), dem Wienerwald, der Lobau und den Praterauen.

Die Bestimmung der Pflanzen wurde mit Fritsch, G., „Excursionsflora für Österreich und die ehem. österr. Nachbargebiete", (Wien 1922) und der kleineren, aber trefflichen „Schulflora von Österreich" von Heimerl, A. (Wien 1912), nötigenfalls Hegi, G., „Flora von Mitteleuropa" durchgeführt.

I. Verteilung von Anthozyan und verwandten Stoffen.

Anthozyan kann in den Stengeln der meisten Angiospermen auftreten. Es findet sich hier vorwiegend in den peripheren Gewebelagen, und zwar meist auf eine bis einige derselben beschränkt, so daß die Anthozyanführung für unsere Frage sehr geeignet erschien.

Auf die Fülle der über Anthozyane vorliegenden Literatur soll nur kurz hingewiesen werden: Overton (1889), Combes (1911), Willstätter (1913—1916), Noack (1918—1922), Jonescu (1941). Über Chemismus des Anthozyans siehe Karrer in Kleins Handbuch der Pflanzenanalyse, S. 941. Combes und vor allem Noack beschäftigten sich mit der Bildung des Anthozyans in der Pflanze durch Reduktion der Flavonole. Durch Extraktionen der Blätter einiger Pflanzen in verschiedenen Entwicklungszuständen konnte Noack im Anthozyan-Flavonol-System mehrere Zwischenstufen unterschiedlichen Oxydationsgrades auffinden, die bis jetzt nicht direkt in der Pflanze zu fassen sind. Die Ausbildung des Anthozyans in Blättern ist nach Noack nur bei physiologischer oder auch künstlicher Assimilationshemmung möglich; er schreibt daher dem Anthozyanstoffwechsel eine wichtige Rolle für die Assimilation zu. Nach Jonescu hängt das Auftreten der Anthozyane in Stengeln und Blättern auch wesentlich vom Zuckerspiegel der Pflanze ab. In Blüten handelt es sich nach Noack und nach Jonescu um eine andere Gruppe von Anthozyanen, die aus einfacheren Vorstufen aufgebaut werden. Vornehmlich mit Blütenanthozyanen beschäftigen sich auch die Arbeiten Hayashis (1937).

Die Beziehung der Anthozyanbildung zu den Gerbstoffen in vielen, nicht in allen Fällen, behandeln Cavazza (1910), Peche (1913), Freudenberg (1920) und Noack (1922). Es ist verständlich, daß die Gerbstoffe in der Pflanze vielfach eine ähnliche Verteilung aufweisen wie die Anthozyane.

Verteilung von Anthozyan.

Im folgenden soll nun die Lokalisation des Anthozyans in den peripheren Gewebelagen des Stengels verschiedenster Blütenpflanzen verfolgt werden, wie sie meine Versuchspflanzen im Hochsommer zeigten. Zwar ist die Gesamtausbildung des Anthozyans im Stengel je nach den Außenbedingungen eine recht verschiedene; doch scheinen dabei die Differenzen in der Intensität der Rötung der einzelnen Gewebelagen, auf die es in meinen Untersuchungen ja ankommt, ziemlich konstant zu sein.

Einige Beispiele mögen das erläutern:

Solidago virgo aurea (Kals, Juli 1949) zeigt im Stengel von außen nach innen abnehmende Rötung. Am sonnigen Standort fand ich die fünf äußeren Schichten gerötet, am schattigen nur drei bis vier. Dabei war in der dritten und vierten Gewebelage nur mehr ein Teil der Zellen gefärbt. Ähnliches Verhalten fand ich bei *Homogyne alpina* und *Homogyne discolor* mit zwei bis drei und bei *Prenanthes purpurea* mit zwei bis fünf peripheren geröteten Gewebelagen.

Die, wenn auch mäßigen, Intensitätsunterschiede in den verschiedenen Schichten blieben in allen diesen Fällen in der gleichen Richtung bestehen.

Noch auffälliger wird die Konstanz der Differenzen im Falle größerer Intensitätsunterschiede:

Campanula rapunculoides (Kals, Juli 1949) zeigte entweder die Epidermis kräftig, die Subepidermis dagegen schwach gerötet oder nur schwache Rotfärbung der Epidermiszellen.

Campanula Scheuchzeri wiederum hatte stets rote Subepidermis, während die leichte Rötung der dritten Schichte von außen bei im ganzen geschwächter Anthozyanausbildung fehlte.

Crepis rhoeadifolia und *Matricaria inodora* (August 1949, Wien) wiesen ebenfalls neben der roten Subepidermis nur manchmal eine dann wesentlich schwächer gerötete Epidermis auf.

Bei *Adenostyles alliariae* (Juli 1949, Kals) war in einem Falle die Subepidermis kräftig, Epidermis und dritte Schichte von außen aber schwach gefärbt, in anderen Fällen führten überhaupt nur die Subepidermiszellen Anthozyan.

Diese Beispiele mögen genügen, um zu zeigen, daß die unter den gleichen Bedingungen stehenden Gewebelagen meist in typischer Weise unterschieden sind, ihr Anthozyangleichgewicht also je nach den Außenbedingungen um die gleiche Spanne und vor allem in der gleichen Richtung verschieben.

Dabei dürfte die Breite der Intensitätsschwankungen in der einzelnen Zelle aber keine so große sein, wie es vielleicht nach den obigen Protokollen erscheinen möchte, es zeigen sich vielmehr im Falle schwacher Rotfärbung des Parenchyms innerhalb einer Gewebelage oft die bekannten Mosaikbilder deutlich roter und völlig ungefärbter Zellen, die chlorophyllfreie Epidermis hingegen weist — soweit ich beobachtete — stets eine gleichmäßige Anthozyanbildung in allen Zellen auf. Chlorophyllhaltige Epidermen prüfte ich nicht.

Mosaikbilder finden sich in der Übergangszone vom roten zum farblosen Abschnitt des Stengels auch innerhalb einer Gewebelage. Unterschiedliche Anthozyanausbildung in horizontaler Richtung findet sich bekanntermaßen sehr häufig bei einseitig stärkerer Belichtung. In solchen Fällen fand ich oft in der äußerlich bereits grünen Stengelpartie einzelne rote „Pionierzellen".

Die unterschiedliche Anthozyanausbildung in vertikaler Richtung betreffend sollen drei Protokolle angeführt werden:

Epilobium Dodonaei (Wien, Juli 1950): Die Rosafärbung des unteren Stengelteiles rührt nicht von Anthozyan her. Etwa in der Mitte des ungefähr einen Meter hohen Stengels setzt die Anthozyanrötung verhältnismäßig plötzlich ein, in der Subepidermis zunächst in einzelnen Zellen, in der Epidermis aber gleich in der ganzen Breite. Doch werden die roten Zonen noch ein bis einige Male von farblosen unterbrochen, wobei die Grenze innerhalb der kräftiger gefärbten Epidermis in jedem Falle eine schärfere ist als in der schwächer roten Subepidermis.

Hirschfeldia Pollichii (Wien, Juli 1950): Am Stengelgrund Subepidermis kräftig, Epidermis schwach gerötet, zweite Parenchymschichte bereits farblos. Die roten Epidermiszellen werden aber bald spärlicher und weiter nach oben fortschreitend weist auch die Subepidermis nur noch immer kleiner werdende Gruppen, endlich im äußerlich bereits grünen Stengelteil nur noch vereinzelte rote Zellen auf.

Sysimbrium officinale (Wien, Juli 1950): Am Grunde des kräftig violettroten Stengels intensive Subepidermis- und schwache Epidermisfärbung. Letztere verliert sich, nach oben fortschreitend, sehr bald mit einer kurzen Übergangszone einzelner geröteter Zellen, so daß fast in der ganzen Länge des Stengels die Färbung nur durch den Anthozyangehalt der Subepidermis zustande kommt.

Zur Frage entwicklungsgeschichtlicher Veränderungen will ich hier nicht Stellung nehmen, da ich planmäßige Untersuchungen nicht angestellt habe. Erwähnt sei aber, daß ich *Ballota nigra,* die im Sommer stets die Epidermis blaßrot, die Subepidermis tiefrot, übriges Parenchym farblos zeigte, im April mit ungefärbter Epidermis, tiefroter Subepidermis und blaßrotem übrigem Parenchym fand.

Im Sinne meiner Fragestellung war es vielmehr meine Hauptaufgabe, festzustellen, in welchen Fällen zur gleichen Zeit entweder nur epidermale, nur subepidermale oder auch eine weitere Parenchymlage gerötete Zellsäfte aufwies, in Parallele zu den später zu besprechenden Vitalfärbe-Untersuchungen, die vielleicht auf schichtenmäßig begrenzten Flavonolgehalt hinweisen, indem die Farbstoffe nur in ganz bestimmten Lagen gespeichert werden.

Von ganz besonderem allgemeinem Interesse sind dabei solche Fälle, in denen sich eine Beschränkung der Anthozyanführung auf die erste Parenchymlage = subepidermale Lage oder gar auf die dritte oder vierte Schichte von außen zeigt. Es galt also festzustellen, ob sich nicht noch einzelne tiefer gelegene rote Zellen finden, ob in der Anthozyanführung wirklich eine so klare Schichtung der einzelnen Parenchymlagen zu erkennen ist, wie sie nach den Untersuchungen Winklers an Periklinalchimären erwartet werden durfte.

Zur Methode der Untersuchung: Von den roten Stengelteilen fertigte ich je zwei Oberflächenschnitte und einen Querschnitt an. Die beiden ersteren wurden zur Beobachtung so auf den Objektträger gelegt, daß einmal die Epidermis und einmal die Parenchym-

lagen obenauf zu liegen kamen. Außerdem wurde zwecks besserer Beobachtung der tiefer gelegenen Schichten mäßig plasmolysiert, d. h. die Stärke des Plasmolytikums wurde entsprechend dem osmotischen Wert der geprüften Gewebe von 0,5 bis 1,0 mol abgestuft. In Wien diente Traubenzucker als Plasmolytikum, im Gebirge KCl oder KNO_3.

Die Ergebnisse der Untersuchungen sollen im folgenden — nach Pflanzenfamilien geordnet — angeführt werden.

Es hat sich nämlich gezeigt, daß einzelne ganze Pflanzenfamilien eine deutliche Bevorzugung der Epidermis oder auch der Subepidermis zeigen hinsichtlich ihrer Anthozyanführung, was offenbar in der systematischen Literatur (z. B. bei Solereder 1908 und 1921, Metcalfe and Chalk 1950) bisher keine Beachtung fand.

1. Familien, deren meiste untersuchte Arten nur in der Epidermis Anthozyan enthielten:

Gentianaceae:	Epidermis	Subepidermis	Übriges Parenchym
Gentiana cruciata		—	—
Kochiana .		—	—
Wettsteinii		—	—
punctata		—	—
Clusii		—	—
nivalis		—	—
verna .		—	—
rhaetica .		—	—

Da nur die Gattung *Gentiana* untersucht wurde, darf hier noch nicht unbedingt von einem Familiencharakter gesprochen werden. Anders bei den folgenden beiden Familien.

Labiatae:	Epidermis	Subepidermis	Übriges Parenchym
Lamium album	+	—	—
Glechoma hederacea	++	—	—
Thymus lanuginosus	+	—	—
ovatus	+	—	—
„ *praecox*	+		—
Brunella vulgaris	+	—	—
Teucrium alpina	+	—	—
Satureja montana .	+	—	—
Ajuga pyramidalis	+	—	—
(Um den Gefäßbdl.ring zuweilen mehrere Zellschichten gerötet.)			
Salvia pratensis .	+	—	—
nemorosa	+	—	—
glutinosa .	+	—	—
verticillata	+	—	—

	Epidermis	Sub-epidermis	Übriges Parenchym
Satureja vulgaris		—	—
„ *acinos* . .		—	—
Teucrium chamaedris		—	—
Stachys officinalis		—	— (+ +) 1 Expl.: 2. und 3. Schichte rot
„ *annua*		—	—
Origanum vulgare . .		—	—
Melittis melissophyllum		— (+)	—
Galeopsis tetrahit . .		—	—
„ *angustifolia* .		+ !	— !
Ballota nigra		+ !	— !
Lamium purpureum		+ !	+ +(+)![2]
„ *orvala*		—	—
Mentha aquatica		—	—
Perilla nankingense		—	—
Phlomis tuberosa . . .		—	—
Dracocephalum moldavica		—	—
„ *peregrina*		—	—
grandiflora		—	—

Von den untersuchten Labiaten enthalten also nur *Ballota nigra* und *Galeopsis angustifolia* in zwei, *Lamium purpureum* sogar in drei bis vier peripheren Schichten Anthozyan. Alle übrigen zeigten nur in der Epidermis rote Zellsäfte.

Scrophulariaceae:	Epidermis	Sub-epidermis	Übriges Parenchym
Veronica chamaedrys		—	—
anagallis	+	—	—
aphylla .	+	—	—
bellidioides	+	—	—
urticifolia	+	—	—
fruticans .	+	—	—
Tournefortii	+	—	—
„ *montana*	+	+ + —	+ (+ +)
Alectorolophus major . .	+	—	—
„ *angustifolia*	+	—	—
Pedicularis tuberosa. .	+	+ —	—
Portenschlagii	+	+ —	—
„ *recutita*	+	—	—
Melampyrum silvaticum	+		—
Euphrasia Kerneri	+	—	—
Bartschia alpina	+	+ —	—
Linaria alpina	—	+	—
vulgaris	—	+	+
„ *genistifolia*	—	+	— (+)
Verbascum nigrum	—	+	+

[2] 3. u. 4. Schichte durchgehend rot, weiter vereinzelte Zellen.

	Epidermis	Sub-epidermis	Übriges Parenchym
Melampyrum nemorosum		– (+)	–
Euphrasia stricta		–	– (+) **manchmal Gefäßbdl.schd. rot**
Veronica nemorosa		–	–
Lathraea squamaria .		–	–

Die Scrophulariaceen zeigten mit Ausnahme der drei untersuchten *Linaria*-Arten und von *Verbascum nigrum*, deren Subepidermis gerötet ist, während die Epidermis farblos bleibt, alleinige oder doch wenigstens bevorzugte Färbung der Epidermis.

2. Familien, deren untersuchte Arten Anthozyan vornehmlich in der Subepidermis führen.

Cruciferae:	Epidermis	Sub-epidermis	Übriges Parenchym
Erysimum silvestre	–	+	–
Biscutella laevigata	–	+	–
Calepina irregularis	–	+	–
Arabis alpina . .	–	+	–
„ *Jacquinii* .	–	+	–
Stenophragma Thalianum	–	+	
Cardamine amara . .	–	+	–
„ *resedifolia*	–	+	–
Aubretia deltoides	–	+	–
Lepidium ruderale	–	+	–
crassifolium	–	+	–
„ *perfoliatum*	–	+	–
Berteroa incana	–	+	–
Erysimum canescens	–	+	–
Diplotaxis tenuifolia	–	+	
Sisymbrium officinale	– (+)	+	–
Hirschfeldia Pollichii	–	+	–
erucastrum	+ (–)	+	–

Die Cruciferen haben also nur in der subepidermalen Parenchymlage anthozyanhaltige Zellsäfte. Unter den von mir untersuchten Pflanzen fanden sich nur zwei Ausnahmen (*Sisymbrium* und *Hirschfeldia*, s. o.).

Leguminosae:	Epidermis	Sub-epidermis	Übriges Parenchym
Anthyllis vulneraria .	–	+	
Vicia cracca . .	–	+	–
Lotus corniculatus	–	+	—
Lathyrus pratensis	–	+	+ –
Astragalus alpinus	–	+	+ –
penduliflorus .	–	+	+ –

	Epidermis	Sub-epidermis	Übriges Parenchym
Hedysarum obscurum	–	+	–
Oxytropis campestris	–	+	–
Onobrychis arenaria	–	+	–
Trifolium medium .	–	+	–
pratense	–	+	
pallescens	–	+	–
" *badium*	–	+	–
Coronilla varia	–	+	–
Ononis spinosa	–	+	–
Medicago sativa	–	+	–
" *falcata*	–	+	–
Cytisus austriacus .	–	+	–
Dorycnium germanicum	–	+	–
Lupinus polyphyllus	+ (!)	+	–

Die untersuchten Leguminosen zeigten im allgemeinen nur Subepidermisfärbung, in wenigen Fällen fand ich daneben eine weitere Parenchymlage mit schwacher Rötung, nur *Lupinus* mit Epidermisfärbung.

Solanaceae:	Epidermis	Sub-epidermis	Übriges Parenchym
Solanum nigrum	–	+	–
" *dulcamaro*	–	+	–
Physalis alkekengi		+	–
Datura stramonium	–	+	–
tatula	–	+	–

Alle fünf geprüften Arten zeigten Subepidermisfärbung.

Umbelliferae:	Epidermis	Sub-epidermis	Übriges Parenchym
Carum carvi	–	+	–
Heracleum sphondylium	–	+	–
Bupleurum falcatum .	–	+	–
Daucus carota	–	+	–
Pastinaca sativa	–	+	–

Alle fünf geprüften Arten zeigten nur die Subepidermis gerötet.

Ranunculaceae:	Epidermis	Sub-epidermis	Übriges Parenchym
Helleborus niger . . .	–	+	–
Ranunculus platanifolius	–	+	–
Aconitum variegatum	–	+	+ –
Isopyrum thalictroides	–	+	– +
Anemone ranunculoides	–	+	+ –
Clematis recta	–	+	–
Caltha palustris .	–	+	–

Alle sieben geprüften Arten hatten Anthozyan in der Subepidermis, drei davon auch in der nächstfolgenden Parenchymlage.

Liliaceae:	Epidermis	Sub-epidermis	Übriges Parenchym
Scilla bifolia	–		–
Polygonatum verticillatum	–		–

Weitere Liliaceae wurden in einer Institutsarbeit von Fräulein Lucas geprüft, die mir von ihren Ergebnissen freundlich Mitteilung machte (Anthozyan stets in der Subepidermis). Höfler weist gelegentlich seiner Permeabilitätsuntersuchungen an *Majanthemum bifolium* (1930, 34, 49) auf die Heraushebung der Subepidermis durch alleinigen Anthozyangehalt hin. Es handelt sich hier wie auch bei manchen anderen Liliaceen um Inseln roter Zellen.

Borraginaceae:	Epidermis	Sub-epidermis	Übriges Parenchym
Myosotis arvensis	(+)		–
„ *alpestris* .	+		+ + –
Onosma Visianii . .	(+)		(+)
Pulmonaria officinalis	–		+ + –
Symphytum officinale	–		–
Echium altissimum	–		–
vulgare .	–		–

Anmerkung über *Echium vulgare:*

Echium (und *Symphytum*) haben ähnlich wie manche Liliaceen Anthozyaninseln in der Subepidermis. Bei *Echium* sind diese aus blauen und roten Zellen zusammengesetzt, die in ihrer jahreszeitlichen Veränderung beobachtet wurden:

30. 5. Vorwiegend rote Zellhaufen, einzelne mit roten und blauen Zellen, äußerst selten Gruppen blauer Zellen.

22. 8. Alle Anthozyaninseln rote und blaue Zellen etwa in gleicher Anzahl enthaltend.

27. 9. Desgleichen.

25. 10. Vorwiegend rote Zellhaufen, nur in größeren Gruppen noch einzelne blaue Zellen in der Mitte.

1. 11. Nur noch rote Zellen in den Anthozyaninseln.

Violette, also in Umfärbung begriffene Zellen fand ich bisher nie. Da es sich hier um chemisches Geschehen innerhalb einer Gewebelage handelt, sei die Sache an dieser Stelle nicht weiter verfolgt.

Die Borraginaceen zeigen also in ihrer Anthozyanführung auch deutliche Bevorzugung der Subepidermis; daneben kommt zuweilen schwächere Rötung auch in der Epidermis und auch in der zweiten Parenchymlage vor.

3. Pflanzenfamilien mit Anthozyan in allen peripheren Gewebelagen, wenn auch in verschiedener Menge.

Campanulaceae:	Epidermis	Sub-epidermis	Übriges Parenchym
Campanula Scheuchzeri	—	+	+ —
linifolia	—	+	—
barbata	(+)	+	+ —
	(nur die Zellen um die Haarbasen)		
patula . .	—	+	—
rotundifolia	—	+	—
spicata . . .	—	+	+ —
cochleariifolia	—	+	—
rapunculoides	+	(+) manchmal	—
Phyteuma hemisphaericum	— +	+	—
„ *orbiculare* .	—	+	+ —
„ *persicifolium*	—	+	+ —
Campanula glomerata	—	+	(+) manchmal
persicifolia	—		—
trachelium .	+	—	—

Die Campanulaceen haben rote Epi- oder Subepidermis, wenn beide Lagen gerötet, oft eine deutlich schwächer. Im Falle der Färbung weiterer Parenchymlagen diese stets schwach.

Dipsacaceae:	Epidermis	Sub-epidermis	Übriges Parenchym
Knautia arvensis	+ —	+	+ —
Dipsacus pilosus	—	+	—
Scabiosa lucida .	(+)	(+)	(+)
	nur am Stengelgrund gefärbt		
ochroleuca .	(—	—	—)
	nur Blattscheiden rot		
columbaria	—	+	(+)

Anthozyan bei den Dipsacaceen in allen Schichten mehr oder weniger ausgebildet.

Compositae:	Epidermis	Sub-epidermis	Übriges Parenchym
Adenostyles alliariae	(+)	+	(+) s. o.
Solidago virgo aurea	+	+	+ (+ +) s. o.
Aster alpinus . .	+	—	—
„ *bellidiastrum*	+	—	—
Erigeron alpinus	+	+	+ (+ + +)
Gnaphalium dioicum	+	+ +	—
Achillea atrata	+	+	(+) manchmal
clavenae		+	—
millefolium .	—	+	—
„ *moschata* . .	—	+	—
Chrysanthemum atratum . .	—	+	+ —
„ *leucanthemum*	—	+	+ —
Artemisia laxa	+	+	+ —
Petasites niveus	+	(+)	(+)
		nur unter den Kanten	

	Epidermis	Sub-epidermis	Übriges Parenchym
Homogyne alpina			(+) manchmal
„ *discolor*		+	—
Senecio subalpinus	—	+	—
Fuchsii	—	+	—
„ *alpester* . .	—	+	—
Echinops sphaerocephalus	+	—	—
Carduus defloratus	+	+	—
„ *crispus* .	+	—	—
Centaurea scabiosa	—	+	—
Arnica montana	—(+) nur Haare enthalten Anthocyan	—	—
Hypochoeris uniflora	+	+	+ —
Leontodon hispidus	—	+	—
Tragopogon dubius	—	+	—
Taraxacum alpinum .	(+)	+	(+)
officinale	(+)	+ oft nur subepidermale Lage gefärbt	(+++)
Sonchus oleraceus	+	—	—
Crepis montana .	+	+	—
„ *aurea* . .	+	—	—
Prenanthes purpurea	+	(+)	(+++) s. o.
Hieracium incisum	+	+	—
pilosella .	+	+	+ (+++)
„ *nigrescens*	+	—	—
Aster amellus .	+	—	—
linosyris	—	+	—
tripolium		—	—
lanceolatus . .		—	—
„ *macrophyllum* (?)		—	—
Erigeron canadensis	—	+	—
Inula hirta	—	+	—
britannica		+	—
ensifolia	—	+	—
conyza	(+)	(+) Stengel meist verholzt	—
Galinsoga parviflora	—	+	— (+)
Matricaria inodora .	—	+	—
„ *discoidea* .	—	+	—
Tanacetum vulgare	+	+	+
Artemisia vulgaris .	+ —	+	—
„ *dracunculus*	—	+	+ —
Tussilago farfara		+	—
Petasites hybridus		+ —	—
Cichorium intybus	—	+	—
Senecio viscosus	—	+	+ —
Jacobaea	—	+	—
„ *vulgaris*	—	+	+ (+++)
Lactuca scariola	—	+	—
Crepis biennis .	+	+	—
rhoeadifolia	—	+	—

Die Kompositen führen entweder in ein bis drei und mehr peripheren Schichten roten Zellsaft oder es ist die Epidermis farblos, die Subepidermis aber und außerdem zuweilen einige weitere Parenchymlagen gefärbt.

Saxifragaceae:	Epidermis	Sub-epidermis	Übriges Parenchym
Saxifraga caesia	—	+	—
aizoides	— (+)	+	— (+)
	Haarspitzen u. Gefäßbdl.scheide gefärbt		
stellaris	+	+	—
bryoides	+	+	—
aizoon	+	+	+
aspera	+	(+)	(+)
		einzelne Zellen	
palustris	(+)	—	—
	einzelne Zellen am Stengelgrund		
cuneifolia .	+	+	—
	besonders Haarspitzen gefärbt		
Crassulaceae:			
Sedum album .	(+)	+	(+)
annuum	+	—	—(+)
	um den Gefäßbdl.ring mehrere Lagen		
Sempervivum arachnoideum	+	+	+
	gefärbte Zellen locker ü. d. ganzen Stengel verteilt		
Funkii	+	+	+
	gefärbte Zellen locker ü. d. ganzen Stengel verteilt		
Wulfeni .	+	+	+
	gefärbte Zellen locker ü. d. ganzen Stengel verteilt		
dolomiticum	—	+	—

Auch bei Saxifragaceen und Crassulaceen sowie bei den im folgenden aufgeführten Rosaceen ist das Anthozyan von Art zu Art in verschiedener Schichte lokalisiert.

Rosaceae:	Epidermis	Sub-epidermis	Übriges Parenchym
Geum rivulare		—	—
montanum		+	—
rivale		+	—
„ *reptans*		—	—
Potentilla aurea			— (+)
			Gefäßbdl.scheide rot
argentea	+	—	—
recta .	—	+	+ —
„ *anserina*	—	++	+ —
Dryas octopetala . .	—	+	—
Alchemilla pentaphyllea .	+	—	—
„ *flabellata*	+	—	—
Sanguisorba minor	+	—	— +
	+		Gefäßbdl.scheide rot
Rubus spec. . .	+	—	—
Filipendula ulmaria	+	—	—

(Bei *Potentilla aurea* und bei *Rubus* spec. wurde nicht Stengel, sondern Blattstiel untersucht.)

Onagraceae:	Epidermis	Sub-epidermis	Übriges Parenchym
Epilobium montanum			–
collinum		–	–
alsinefolium		–	–
angustifolium		–	–
nutans .		–	–
parviflorum		–	–
Dodonaei		+	(+)
„ *hirsutum* .		+	–
Oenothera Missuriensis		+ –	–

Die Onagraceae haben also oft nur Epidermisfärbung, wo aber daneben auch die Subepidermis gefärbt ist, erscheint diese kräftiger rot.

Caryophyllaceae:	Epidermis	Sub-epidermis	Übriges Parenchym
Melandrium rubrum .	+	(+)	–
„ *album*	+	(+)	–
Silene nutans .	+	–	–
Gypsophila repens	(+)		–
Dianthus silvestris	+		–
„ *glacialis*	+		–
Stellaria media	–		–
„ *aquatica* .	–		–
Cucubalus baccifer .	+	–	–
Saponaria ocymoides	+	–	–
Dianthus chinensis	+	–	–

Bei den Caryophyllaceen sind entweder Epidermis oder Subepidermis oder beide gefärbt. Die folgenden Parenchymlagen fand ich bei den untersuchten Arten immer farblos.

Polygonaceae:	Epidermis	Sub-epidermis	Übriges Parenchym
Rumex alpinus	–	+	+ –
scutatus .	–	+	+ –
„ *arifolius* . .	+	–	–
Polygonum viviparum .	–	+	+ – (+)
Fagopyrum	+ –	+	–
lapathifolium	+ –	+	+ –
„ *minus*	–	+	–
Rheum undulatum	+	–	–

Bei den Polygonaceen verschiedenes Verhalten von Art zu Art.

4. Nun sollen in systematischer Anordnung noch eine Reihe weiterer Familien aufgeführt werden, aus denen nur einzelne Arten orientierend geprüft wurden.

	Epidermis	Sub-epidermis	Übriges Parenchym
Urticaceae:			
Parietaria officinalis .	–	+	–
Chenopodiaceae:			
Chenopodium album	–		–
Amarantaceae:			
Amarantus Blitus (?)	(+)	+	+ –
„ *retroflexus*	–	+ –	+ –
Berberidaceae:			
Berberis vulgaris	–		–
Papaveraceae:			
Fumaria Vaillantii	–		–
Oxalidaceae:			
Oxalis corniculata .	–	—	(+)++
	nur einzelne Parenchymzellen u. zwei Lagen um den Gefäßbdl.ring gefärbt		
Geraniaceae:			
Geranium nodosum	–	+	–
silvaticum	–	+	–
„ *Robertianum*	+ –	+	+ –
Erodium cicutarium .	+	+ –	+ –
Balsaminaceae:			
Impatiens Roylei		–	–
Polygalaceae:			
Polygala amarella	–	+	–
„ *alpestris*	–	+	–
„ *vulgaris*	–	+	+(+ –)
	bis zu 6 Parenchymlagen gefärbt, innen sehr lockere Verteilung der Anthozyanzellen		
Euphorbiaceae:			
Euphorbia helioscopia	+	–	–
Vitaceae:			
Vitis vinifera	–		–
Malvaceae:			
Malva neglecta		–	–
Guttiferae:			
Hypericum maculatum	–		+(++)
Cistaceae:			
Helianthemum alpestre		–	–
„ *grandiflorum*		+ –	–
Violaceae:			
Viola tricolor	–		–
Pirolaceae:			
Pirola chlorantha	–		–
Ericaceae:			
Rhododendron hirsutum		+ –	–
„ *ferrugineum*	–	+	(+++)
Calluna vulgaris . .	–	+	–
(Bei den Ericaceae untersuchte ich Blütenstiele.)			
Primulaceae:			
Soldanella pusilla			–
Primula glutinosa		–	
Cyclamen persicum	–	+	+ –

	Epidermis	Sub-epidermis	Übriges Parenchym
Plumbaginaceae:			
Armeria alpina	–		–
Convolvulaceae:			
Cuscuta europaea .			–
Verbenaceae:			
Verbena officinalis	–		–
Hydrophyllaceae:			
Hydrophyllum canadense	–		–
Cobaea scandens	–		–
Lentibulariaceae:			
Pinguicula vulgaris	+ –		–
Globulariaceae:			
Globularia cordifolia	–		–
Plantaginaceae:			
Plantago media	(+)	(+)	(+)
	am Stengelgrund	zerstreute rote	Zellen
„ *major*	+	–	–
Rubiaceae:			
Galium aristatum .	–		(+)
Asperula cynanchica	(+)		–
Valerianaceae:			
Valeriana montana	–		–
tripteris	–		–
colchica	–		–

Verteilung von Flavonolen.

Die Flavonole stehen als Pyronderivate den Anthozyanen (Pyranabkömmlinge) chemisch nahe und stehen auch in der Pflanze mit diesen in Wechselbeziehung (s. S. 514). Es ist daher eine ähnliche Lokalisation wie bei den Anthozyanen zu erwarten.

Doch ist der mikrochemische Nachweis der Flavonole im Stengel durch die gewöhnlich hier vorliegenden geringen Konzentrationen (siehe auch Klein und Werner 1922) erschwert. Die zahlreichen in der Literatur (siehe Klein 1922 und Tunmann und Rosenthaler 1931) angeführten mikrochemischen Reaktionen, wie Anfärbung mit Metallsalzen oder mit Alkalispuren, sind erst nach Kristallisation der Flavonole möglich und daher nur beim Vorhandensein höherer Flavonolkonzentrationen anwendbar. Zum Nachweis der geringen Flavonolkonzentrationen des Stengels kann höchstens die allen Flavonolen zukommende Gelbfärbung mit Alkalien (Molisch) oder mit Ammoniak (s. Molisch 1922 und Shibata u. Kishada 1916) in Betracht kommen, doch ist der lokalisierte Nachweis wegen der Löslichkeit der Flavonole in Alkalien so nur sehr schwer möglich. Außerdem ist diese Gelbfärbung keine spezifische Reaktion der Flavonderivate.

Für meine Untersuchungen verwandte ich die von Molisch empfohlenen 10%igen Lösungen von NaOH und KOH nur orientierend, vor allem bediente ich mich der durch das lebende Plasma permeierenden 1%igen NH_3-Lösungen.

Im folgenden einige Beispiele aus meinen Protokollen:

Teucrium flavum, Kalthaus des Versuchsgartens des Pflanzenphysiologischen Institutes: Mitte Februar Stengelepidermis des unbehandelten Flächenschnittes mit gelbbraunen Tropfen, Mitte März nicht mehr so (jüngere Äste wurden geprüft).

Mit 10%iger KOH- oder NaOH-Lösung färbt sich sofort der ganze Schnitt gelb, und bald diffundiert die gelbe Verbindung aus dem Schnitt heraus. Eine Lokalisation der Flavonole ist so selbst in Stufenschnitten, d. h. verschiedene Gewebelagen freilegenden Schrägschnitten, nicht zu erkennen. Das gleiche gilt auch für nur sehr schwach färbende 3- bis 4%ige NaOH-Lösung. 10%ige Sodalösung färbt ebenfalls fast überhaupt nicht.

Ein Gemisch einer 2%igen NH_3-Lösung mit einer zweimolaren Traubenzuckerlösung läßt bei sofortiger Beobachtung eine Gelbfärbung der Epidermisprotoplaste erkennen; besser gelingt die Ermittlung der Lokalisation der Gelbfärbung durch Behandlung mit 1%iger NH_3-Lösung nach Plasmolyse mit einmolarem Traubenzucker. Es zeigte so *Teucrium flavum* die Gelbfärbung nur in den Epidermiszellen, was für meine Untersuchungen selbst dann von Interesse wäre, wenn die Gelbfärbung nicht auf Flavonole hinwiese. Eine Kristallisation der Flavonole gelang mir in der Stengelepidermis von Teucrium weder mit Alkohol noch mit Glyzerin (2 Stunden eingelegt).

Lamium maculatum, Institutsgarten, Freiland, 24. 3. 1950. Nach Plasmolyse mit einmolarem Traubenzucker mit 1%iger NH_3-Lösung vorübergehend alleinige Gelbfärbung der Epidermisrotoplaste.

Von 20 weiteren geprüften Pflanzen gaben 6 Gelbfärbung, ohne daß mit NH_3 (s. o.) der Nachweis einer Lokalisation gelungen wäre.

Bei *Scilla bifolia* und *Gagea lutea* zeigte die abgezogene Epidermis Gelbfärbung mit NH_3; das Parenchym färbte sich nicht. Das Auftreten von Anthozyan hatte ich hier in der Epidermis nie beobachtet.

Molisch und Goldschmiedt (1901) wiesen in den Blattepidermen verschiedener Labiaten Scutellarin nach.

Verteilung von Gerbstoffen.

Über Gerbstoffe liegt eine überaus reiche Literatur vor, die bis 1921 bei Czapek nachgeschlagen werden kann. Bekanntlich werden unter dem Namen „Gerbstoffe“ ganz verschiedene Stoffgruppen zusammengefaßt. Freudenberg (1920) unterschied vor allem deren zwei, die hydrolysierbaren und die kondensierten. Fällungsreaktionen sind gewöhnlich diesen beiden Gruppen gemeinsam, in der Bindung von Vitalfarbstoffen verhalten sich die verschiedenen Gruppen verschieden (siehe Haertel 1951). Auf die Epidermis beschränkte Gerbstoffvorkommen erwähnt Linsbauer

(1930, S. 149). Für die Gerbstoffe im engeren Sinne ist das Entstehen am Orte ihrer Lokalisation sehr wahrscheinlich.

In meinen Untersuchungen im Februar 1950 prüfte ich 60 Pflanzen der Gewächshäuser des Pflanzenphysiologischen Institutes im Augarten auf gerbstofführende Gewebe; als Nachweisreagentien gebrauchte ich zwei Eisensalze, Kalium-Bichromat, Rhodamin und Koffein.

Von den etwa 30 gerbstoffhaltigen Pflanzen enthielten viele die Gerbstoffe nur in subepidermalen Idioblasten, so z. B. *Sinningia purpurea, Impatiens Holstii, Oxalis Ortgisii, Rosmarinus officinalis, Muehlenbeckia platycladus, Amicia gygomeris, Melianthus* sp., *Begonia hybr., Calanchoe* sp., *Centradenia* sp., *Grevillea* sp.

Mimosa pudica hatte außer im Bereich der Subepidermis auch in dem der Epidermis oft gerbstoffhaltige Zellen;

Primula obconica enthielt Gerbstoff in zahlreichen Zellen der Subepidermis und in Haaren und Drüsenhaaren.

Pelargonium rosae, Cuphea cianea, Osteomeles anthyllidifolius, Eucalyptus globulus, Begonie sp. gaben in zwei bis drei und mehr peripheren Schichten positive Gerbstoffreaktion, nie aber in allen Zellen der betreffenden Gewebe. Nur in den Epidermiszellen fand ich Gerbstoff bei einer Pittosporumart, die später in allen Epidermiszellen Anthozyan enthielt; nur in den Haarzellen wies sie dann noch Gerbstoffe auf.

Sparmannia africana, deren Protokoll ich unten anführen will, zeigte mehr oder weniger auf die ganze Epidermis oder auch auf die Subepidermis ausgedehnten Gerbstoffgehalt.

Die Acanthaceae *Belloperomia pulchra* und *Strobilanthus Dycrianus* hatten Gerbstoffe in den Cystolytenzellen; bei *Eranthemum nervosum, Sanchezia nobilis* und *Hemigraphis colorata* dagegen fand ich diese gerbstofffrei.

Protokollbeispiel: *Sparmannia africana,* 7. 2. 1950, Gewächshaus im Institutsversuchsgarten:

1. Eisenammoniumsulfat, 5%ig, 20 Stunden, bei etwa 20° C: fast alle Epidermiszellen mit schwarzblauer Fällung, Haarbasis und ein Teil des Lumens blau gefärbt, Parenchym: keine Reaktion.
2. Eisenzitrat, 5%ig, 20 Stunden: keine Reaktion.
3. Rhodamin B, 1 : 1000, 30 Minuten: Epidermiszellen mit blauschwarzen Körnchen, Subepidermis mit schwacher diffuser Färbung, übriges Parenchym farblos.
4. Koffein, 1%ig und 0,5%ig, 10 Minuten: zahlreiche sehr kleine Fällungskugeln in der Epidermis, Parenchym ohne Fällung.
5. Kaliumbichromat, gesättigte Lösung, 5 Minuten mäßig erwärmt: alle Epidermis-, einige Subepidermiszellen mit braunen Fällungen.

Im August 1950 kam ich im Anschluß an meine Vitalfärbestudien mit Rhodamin B noch einmal auf die Gerbstoffuntersuchungen, diesmal an Freilandpflanzen, zurück. Es wurden gleiche Reagenzien und in gleichen Konzentrationen verwandt wie bei *Sparmannia.*

Einige Protokolle will ich nun gekürzt wiedergeben:

1. *Crepis rhoeadifolia:*

Kaliumbichromat: Viele Epi- und einige Subepidermiszellen braun.
Eisensulfat: Nur zahlreiche Epidermiszellen mit blaugrauer Fällung.

Rhodamin B: Epidermis mit blaustichiger Fällung, bei einem früheren Versuch mit violettroter Färbung, Subepidermis stets so.

2. *Chondrilla juncea:*

Kaliumbichromat: Alle Epi-, einzelne Subepidermiszellen braun.
Eisensulfat: Zahlreiche Epi-, einzelne Subepidermiszellen mit Fällungen.
Rhodamin B: Einmal Epidermis mit blaustichiger Fällung, ein andermal nur mit dunkeltropfiger Entmischung, Parenchym mit Körnchen.

3. *Salvia verticillata:*

Kaliumbichromat: Zahlreiche Epidermis-, besonders die Schließzellen und auch einige Subepidermiszellen mit brauner Fällung.
Eisensulfat: Einzelne Epidermiszellen mit dunkler Fällung.
Rhodamin B: Einzelne Epidermiszellen mit blauen Körnchen, übrige rotviolett gefärbt, Subepidermis himbeerrot, übriges Parenchym mit Körnchen.
Bei Salvia pratense zeigte nur Kaliumbichromat in der Epidermis Gerbstoff an.

4. *Erigeron canadensis:*

Kaliumbichromat: Epidermis kräftig, Subepidermis blaßbraun.
Eisensulfat: Einzelne Epidermiszellen mit blaugrauer Fällung.
Rhodamin B: Epidermis mehr oder weniger mit blauroter Fällung, Parenchym mit diffuser Rotfärbung.

5. *Vitis vinifera:*

$K_2Cr_2O_7$: Epi- und Subepidermis braun, übriges Parenchym farblos.
$FeSO_4$: Analoges Ergebnis.
Rhodamin B: Nur Epidermis gerbstoffpositiv.

6. *Butomus umbellatus:*

Kaliumbichromat: Mehrere periphere Gewebelagen braun.
Eisensulfat: Nur zahlreiche Subepidermiszellen mit Fällung.
Rhodamin B: Blaurote Körnchen nur in der Subepidermis.

7. *Satureia vulgaris:*

Kaliumbichromat: In älteren Teilen Epi- und Subepidermis mit braunen Zellen, in jüngeren Stengelabschnitten nur Subepidermis mit solchen, übriges Parenchym mit spärlichen Fällungen.
Eisensulfat: In der Epidermis einzelne, in der Subepidermis zahlreiche Zellen mit blauen Fällungen.
Rhodamin B: Fallweise blaukörniger Niederschlag in der Epidermis, im übrigen nur diffuse Färbung in mehreren peripheren Lagen.

Gelegentlich meiner Vitalfärbungen mit Rhodamin B erhielt ich noch bei folgenden Pflanzen blaue, auf Gerbstoffe hinweisende Niederschläge:

Polygonum bistortum: Epidermis;
Saxifraga aizoon: Epidermis;
Saxifraga rotundifolia: Epidermis;
Asperula odorata: Epidermis;
Tanacetum vulgare: Subepidermis.

In Ergänzung zu meinen Untersuchungen kann noch gesagt werden: Nach Linsbauer (1930) sollen in der Epidermis auch gelöste Oxalate häufig vorkommen; *Digitalis*-Glycoside und Solanaceen-Alkaloide sollen ebenfalls oft auf die Epidermis beschränkt sein. Die Alkaloide der Leguminosen sollen in der Epidermis nicht sehr überwiegen gegenüber den folgenden Gewebelagen. Im übrigen würde der Versuch einer vollständigen Zusammenstellung der Literaturangaben den Rahmen meiner Arbeit überschreiten.

Ergebnisse des ersten Abschnittes.

In ihrer Anthozyanführung erscheinen die peripheren Gewebelagen des Angiospermenstengels meist sehr deutlich voneinander verschieden. Dabei kann entweder die Epidermis oder auch die Subepidermis durch alleinigen Anthozyangehalt gegenüber den benachbarten Schichten ausgezeichnet sein. In anderen Fällen ist nur die Intensität der Zellsaftrötung abgestuft. Das übrige Parenchym ist gewöhnlich nur gleichzeitig mit der subepidermalen Lage, und zwar schwächer als diese gerötet.

Da das Auftreten des roten Zellsaftfarbstoffes sehr wesentlich von Außenfaktoren abhängig ist (Overton [1899] u. a.), und da es sich nach Noack (1918—1922) u. a. bei der Einwirkung dieser Außenfaktoren nur um die Verschiebung eines in der Zelle vorhandenen Systems farblose Flavonole — rote Anthozyane handelt, sind entweder in den nichtgeröteten Gewebelagen die Bedingungen zur Anthozyanausbildung überhaupt nicht vorhanden oder sie liegen nur wesentlich ungünstiger als in der benachbarten gefärbten Gewebelage. Da ein großer Teil der von mir geprüften Pflanzen im Hochgebirge unter für die Anthozyanausbildung sehr günstigen Bedingungen standen, möchte ich für diejenigen, bei denen ich immer nur in einer Schicht den Zellsaft gerötet fand, das erstere annehmen, zumal wenn bei den nächsten Verwandten dieser Pflanzen sich die Anthozyanführung auf dieselbe Gewebelage beschränkte.

Das dürfte vor allem für die Labiaten zutreffen, bei denen schon Molisch und Goldschmiedt (1901) für einige Arten auch auf die Epidermis beschränkten Flavonolgehalt aufzeigen konnten. Unter 31 geprüften Arten fand ich 27, die nur in der Epidermis Anthozyan enthielten. *Galeopsis angustifolia* und *Ballota nigra* aber hatten rote Epi- und Subepidermis. Das übrige Parenchym war hier anthozyanfrei, während bei *Lamium purpureum* sich die Zellsaftrötung noch über einige weitere Parenchymlagen ausdehnte. Bei *Stachys officinalis* sah ich nur einmal neben

der roten Epidermis auch die zweite und dritte Schichte von außen schwach gefärbt.

Bei acht untersuchten *Gentiana*-Arten fand sich Anthozyan ebenfalls auf die Epidermis beschränkt; ferner bei vielen *Scrophulariaceen*, besonders in der Gattung *Veronica*. Die geprüften *Linaria*-Arten jedoch hatten stets ungefärbte Epidermis, während hier gerade die Subepidermis durch ihren Anthozyangehalt ausgezeichnet war.

Solches fand sich nun in anderen Pflanzenfamilien weit verbreitet; ja, für einige erscheint diese Auszeichnung der Subepidermis geradezu charakteristisch.

Unter 17 geprüften Cruciferen waren 15, die nur in der Subepidermis Anthozyan führten; die beiden übrigen (*Hirschfeldia Pollichii* und *Sisymbrium officinale*) zeigten die Zellsaftrötung in der Epidermis schwächer ausgebildet und weniger ausgebreitet als in der subepidermalen Gewebelage.

Unter 20 Leguminosenarten hatten nur drei neben der üblichen Subepidermisrötung auch eine blasse Rotfärbung der dritten Lage von außen. Allein bei *Lupinus polyphyllus* fand ich Epi- und Subepidermiszellen anthozyanhaltig, das übrige Parenchym farbstofffrei.

Die zweite oben angeführte Möglichkeit, daß wohl mehrere Gewebelagen zur Anthozyanbildung befähigt sind, eine aber in bevorzugtem Maße, scheint mir vor allem dort gegeben zu sein, wo etwa die alleinige Subepidermisrötung nicht so regelmäßig angetroffen wird wie bei den Cruciferen, den Leguminosen und einer ganzen Reihe weiterer Pflanzenfamilien.

So scheint z. B. bei Kompositen und Campanulaceen stets in mehreren peripheren Schichten die Voraussetzung zur Anthozyanbildung gegeben zu sein, wenn auch gattungs- oder artspezifisch oft nur eine Gewebelage ausgefärbt ist. Das ließ sich an einigen Pflanzen, bei denen ich individuelle Unterschiede gefunden hatte, sehr schön zeigen. *Adenostyles alliariae* z. B. fand ich mehrmals nur mit roter Subepidermis, in einem Falle aber mit drei geröteten Schichten, wobei Epidermis und zweite Parenchymlage aber gegenüber der Subepidermis oder ersten Parenchymlage in der Farbintensität bedeutend zurücktraten.

Hinsichtlich der Verbreitung der Flavonole in den peripheren Stengelgeweben konnte ich Untersuchungen im gleichen Ausmaße nicht anstellen, da die bekannten mikrochemischen Nachweisreaktionen nur bei ganz hohen Flavonolkonzentrationen zum Ziele führen, wie sie im krautigen Stengel fast nie gegeben sind.

In einzelnen Fällen gelang es mir, durch Gelbfärbung mit NH_3-Lösung (M o l i s c h 1922) nach vorheriger Plasmolyse bei sehr rascher Beobachtung eine Lokalisation der Flavonole zu erkennen. Bei *Teucrium flavum, Lamium maculatum, Scilla bifolia* und *Gagea lutea* färbte sich nur die Epidermis gelb. Die beiden letzteren enthalten in dieser nie Anthozyan, und es ist überhaupt nicht sicher, ob die Gelbfärbung mit NH_3 unbedingt auf Flavonole hinweist. Doch die alleinige Gelbfärbung einer einzigen Gewebelage ist auch ohne diese Gewißheit von Interesse für unsere Fragestellung.

Die Gerbstoffe, deren Verwandtschaft mit den Anthozyanen F r e u d e n b e r g (1920), N o a c k (1922) u. a. aufzeigten, fand ich gewöhnlich nicht so eindeutig auf eine bestimmte Gewebelage beschränkt wie diese, doch sind auch sie häufig in den peripheren Lagen des Stengels anzutreffen. Bei *Sparmannia africana, Chondrilla juncea, Crepis rhoeadifolia* u. a. fand ich Gerbstoffe in fast allen Epidermis-, daneben aber auch in einzelnen Subepidermiszellen. Daß sich nicht alle Zellen einer Gewebelage gleich verhalten hinsichtlich ihres Gerbstoffgehaltes, fand ich des öfteren. Häufig kommen ja bekanntlich die Gerbstoffe überhaupt nur in Idioblasten vor.

Die Anthozyanführung der verschiedenen peripheren Gewebelagen erscheint also am meisten geeignet, deren anatomische Individualität, die mit der frühzeitigen entwicklungsgeschichtlichen Sonderung Hand in Hand geht, aufzuzeigen. Ganz besonders muß dabei die so häufige Heraushebung der Subepidermis betont werden, weil diese sich morphologisch vom übrigen Parenchym in den meisten Fällen nicht unterscheidet.

Vielleicht ließe sich die bevorzugte Anthozyanführung in der Epidermis oder in der Subepidermis noch deutlicher als Familienmerkmal hervorkehren. In der bisherigen systematischen Literatur (S o l e r e d e r u. a.) fanden diese Verhältnisse keine Beachtung[1].

II. Eigenfluoreszenz der Zellsäfte.

Die Fluoreszenzmikroskopie, die in der kurzen Zeit ihres Bestehens schon reiche Erfolge zeitigte, hat sich auch im Dienste

[1] Allerdings ist die Anthozyanführung bestimmter Organe wieder nur an ganz bestimmte Entwicklungszustände gebunden, wie W i s s e m a n n (1911) durch eingehende Untersuchungen an einigen Zierpflanzen aufzeigen konnte.

Bezüglich der Schichtensonderung fand auch W i s s e m a n n hinsichtlich der Anthozyanführung ziemlich klare Verhältnisse, während die Gerbstoffzellen gewöhnlich von außen nach innen an Zahl allmählich abnehmen.

meiner Fragestellung bewährt. Mit Eigenfluoreszenz befassen sich zahlreiche Arbeiten (Literatur bei Radley and Grant 1933, Dherré 1933, Haitinger 1938). Die Eigenfluoreszenz verschiedener pflanzlicher Gewebe prüfte vor allem Linser (1930), der auch Bildung und Wanderung eines bestimmten Stoffes in der Pflanze (Aesculin der Roßkastanie) mit Hilfe fluoreszenzanalytischer Untersuchungen verfolgte. Ferner liegen zum Hauptteil noch unveröffentlichte Untersuchungen von Wimmer vor, die zum Teil am Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Wien durchgeführt wurden. Luhan (1947) beobachtete die goldgelbe Eigenfluoreszenz der Filicinen-Endodermis. Schindler und Toth (1950) beobachteten anläßlich anatomischer Studien an Orchideen einen auf die Epidermis von *Coelogyne flaccida* beschränkten goldgelb fluoreszierenden Stoff.

Seit der Begründung der Fluorochromierung durch Haitinger ist die Sekundärfluoreszenz sehr in den Vordergrund getreten (Strugger, Höfler u. a.); doch habe ich auf den Versuch, die modernen Fluochromierungsstudien für meine Fragestellung anzuwenden, noch verzichtet, weil das den Rahmen meiner Arbeit überschreiten würde.

Durch Beobachtung der Eigenfluoreszenz der Zellsäfte konnte ich Unterschiede benachbarter Gewebelagen in weitester Verbreitung nachweisen. Ja, man darf sagen, daß nur ganz selten Epidermis und Rindenparenchym im gleichen Farbton aufleuchten.

Was die subepidermale Lage betrifft, so fand ich diese nur in zwei Fällen (*Orchis sambucina* und *Cardamine amara*) deutlich vom übrigen Parenchym verschieden; sonst hatte sie den gleichen Farbton wie dasselbe. Anderseits begegneten mir häufig Fälle, in denen die Subepidermis sich allein durch Eigenfluoreszenz aller Zellen auszeichnete, während in den folgenden Parenchymlagen die Mehrzahl der Zellen leer war und nur einzelne nach Art von Idioblasten leuchteten. Ein derartiges Verhalten erinnert an die bekannte Verteilung gerbstoffhaltiger Zellen.

Die fast ausnahmslos beobachtete unterschiedliche Fluoreszenzfarbe und -intensität der Epidermis einerseits und des Rindenparenchyms anderseits läßt nun einwandfrei auf stoffliche Verschiedenheiten dieser benachbarten Gewebelagen schließen. Welcher Art diese stofflichen Unterschiede sind, konnte im Rahmen meiner Arbeit noch nicht untersucht werden. Die mikrochemische Bestätigung meiner Feststellungen wäre also noch zu erbringen. Am eindeutigsten werden die durch Eigenfluoreszenzprüfung ermittelten Unterschiede wohl dort, wo die Zellsäfte des einen der beiden

Gewebe überhaupt nicht fluoreszieren. Solche Fälle fand ich gar nicht selten und halte sie auch für die am besten geeigneten für die mikrochemische Prüfung.

Zur Methodik der Untersuchungen muß nur folgendes bemerkt werden: Es stand mir im Pflanzenphysiologischen Institut eine Lux-UV-Apparatur von Reichert zur Verfügung, deren Glaskondensatoren für Strahlen von einer Wellenlänge zwischen 3000 und 4000 Å durchlässig sind. Als Lichtquelle diente eine Quecksilber-Hochdrucklampe, die in diesem Bereich ihre stärkste Leuchtkraft hat. Solches langwelliges Ultraviolett ist für die Pflanze weitgehend unschädlich.

Meine Versuchspflanzen habe ich in der Umgebung Wiens, wie oben (S. 513) angegeben, eingesammelt und aufbewahrt. Die Untersuchungen erstreckten sich von April bis Juni 1950. Es wurden Stengeloberflächenschnitte, und zwar möglichst wieder „Stufenschnitte" angefertigt, um auch ohne Plasmolyse mehrere Zellagen beobachten zu können. Doch wurden regelmäßig die Zellen auch im plasmolysierten Zustand fluoreszenzmikroskopisch untersucht. Dabei wurde die Konzentration des als Plasmolytikum dienenden Traubenzuckers so bemessen, daß ein mäßiger unschädlicher Plasmolysegrad erreicht wurde. So ließ sich nicht nur die Intensität der Zellsaftfluoreszenz durch Konzentrierung steigern, sondern es ließ sich vor allem auch die Verwechslung mit einer Zellwandfluoreszenz ausscheiden. Um auch Zellsaft und Plasma gesondert betrachten zu können, wurde in einigen Fällen so kräftig plasmolysiert, daß eine Zerteilung der Vakuole innerhalb des kontrahierten Protoplasten erreicht wurde (siehe Abb. 2, S. 537). Es zeigte sich dabei, daß die sehr schwache Plasmafluoreszenz gewöhnlich wohl von der kräftigeren des Zellsaftes überstrahlt wird (siehe Liliaceae und Orchidaceae, Protokolle).

Der als Plasmolytikum verwendete Traubenzucker zeigt im kalten Zustand keine Eigenfluoreszenz (Dherré 1933). So fand ich die unplasmolysierten Kontrollen auch stets im gleichen Farbton leuchtend wie die plasmolysierten Zellinhalte, nur wesentlich schwächer. Zur Beobachtung genügten Objektträger und Deckgläser aus gewöhnlichem Glas.

Um eine möglichst genaue und objektive Kennzeichnung des Farbtones zu erreichen, benutzte ich zum Vergleich die „kleine Farbmeßtafel" von Ostwald (1939). In dieser werden jeder Farbe drei Ziffern beigegeben: eine Zahl gibt den Farbton an, zwei ihr nachgestellte Buchstaben den Schwarz- bzw. Weißgehalt. Obwohl ich die Fluoreszenzfarbe stets zuerst mit Worten beschreiben werde, möchte ich doch zum Verständnis der Ziffern das Wichtigste anführen: Ostwald unterscheidet 24 Farbtöne, und zwar Gelb 1, 2, 3, Kreß 4, 5, 6, Rot 7, 8, 9, Veil 10, 11, 12, Ublau 13, 14, 15, Eisblau 16, 17, 18, Seegrün 19, 20, 21, Laubgrün 22, 23, 24. Die Ziffern der Graureihe bedeuten: a weiß, c weißgrau, e hellgrau, g mittelgrau,

i dunkelgrau, l grauschwarz, n schwarz, p tiefschwarz. Der Glanz der Fluoreszenzfarben erschwert allerdings etwas den Vergleich mit den Normfarben. Die Intensität des Leuchtens wurde nach Schätzung mit +++ = = sehr stark, ++ = stark, + = schwach, +— = sehr schwach angegeben. Doch ist auch die Bezeichnung „sehr stark" nur relativ zu verstehen, denn die Intensität der Zellsaftfluoreszenz erreicht — soweit ich beobachtete — nie die mancher verholzter Pflanzenteile.

Wo viel Chlorophyll zugegen ist, kann die Eigenfluoreszenz des Zellsaftes verdeckt werden. Solche Objekte waren gegebenenfalls auszuschalten. In einigen Fällen (z. B. bei *Tulipa*) gelang aber die Verlagerung der Chloroplasten durch fünfminutiges Schleudern (etwa 2000 Touren je Sekunde) eines in Sonnenblumenmark eingeklemmten Stengelstückes.

Im folgenden sollen nun zunächst die untersuchten Monokotyledonen und dann die Dikotyledonen familienweise angeführt werden, jeweils mit einer nachfolgenden kurzen Besprechung. Eine Anordnung etwa nach der Fluoreszenzfarbe ließe sich, solange diese nicht irgendwie kausal begründet ist, nicht rechtfertigen.

Da die Subepidermale nur in Ausnahmefällen vom übrigen Parenchym des Grundgewebes abweicht, soll sie in den Tabellen nicht in einer eigenen Rubrik angeführt werden.

Ehe ich aber nun die Ergebnisse der Untersuchungen listenmäßig bringe, möchte ich einige wenige Einzelprotokolle aus den zuerst angeführten Familien wiedergeben, weil diese geeignet erscheinen, die Bindung der Eigenfluoreszenz an den Zellsaft aufzuzeigen.

1. Liliaceae:

Polygonatum officinale, 13. 4. 1950.

Epidermiszellen mit gelbrotbrauner Eigenfluoreszenz. Nach etwa einstündiger Plasmolyse mit einmolarem Traubenzucker beiderseits der kontrahierten gelbrotbraunen Vakuole hellblaue Plasmakappen sichtbar. Merkwürdigerweise fehlen solche den helleren offenbar geschädigten Schnittrandzellen. In den schwach graublauen Rindenparenchymzellen sind die roten Chlorophyllkörner zuweilen beiderseits der Vakuole systrophiert. Am 14. 4. wurden die Plasmakappen am gleichen Objekt und unter gleichen Bedingungen nicht beobachtet.

Polygonatum multiflorum, 19. 4. 1950.

Epidermiszellen mit orangebraunem Zellsaft und blauweißem Plasma. Der stärker leuchtende Zellsaft erscheint durch Lamellenbildung des Plasmas wabig bis tropfig angeordnet. Nach etwa 2stündiger Plasmolyse zeigt das Plasma sehr schöne Systrophe um den Kern. Alle Subepidermiszellen und einzelne Zellen weiterer Parenchymlagen leuchten einheitlich hellblau.

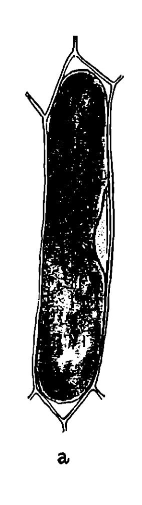
2. Orchidaceae (gekürzte Protokolle, dazu Abb. 2):

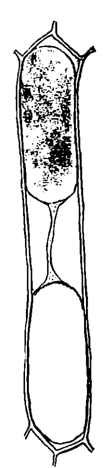
Orchis ustulata, 16. 5. 1950.

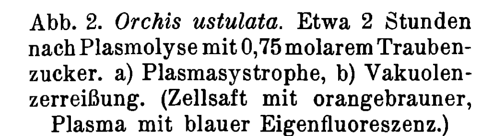
Nach 2stündiger Plasmolyse mit 0,5molarem Traubenzucker erscheint das weißblaue Plasma in Systrophe um den Kern oder in langen Zellen als Plasmabrücke zwischen den schwach orangebraunen Teilvakuolen.

Auch *Cephalanthera longifolia* und *Orchis morio* zeigten nach 2- bis 3stündiger Plasmolyse orangebraune Teilvakuolen, verbunden durch weiß-

blaue Plasmastränge. Diese verbreiterten sich, an die Vakuolen angrenzend, zu Plasmakappen, die ich bei Cephalanthera nach dreistündiger Plasmolyse bereits schaumig degeneriert fand.






Abb. 2. *Orchis ustulata.* Etwa 2 Stunden nach Plasmolyse mit 0,75 molarem Traubenzucker. a) Plasmasystrophe, b) Vakuolenzerreißung. (Zellsaft mit orangebrauner, Plasma mit blauer Eigenfluoreszenz.)

Eigenfluoreszenz der Zellsäfte.

Liliaceae:	Epidermis	Parenchym des Grundgewebes
Polygonatum multiflorum	rotbraun 5 pe	graublau 15 ni
officinale	orangebraun 4 ne + +	hellblau 15 ie
Convallaria majalis	gelbbraun 2 ne	hellblau 14 ga
Muscari racemosum	orangebraun 4 pe	eisblau 17 lc
Scilla bifolia	rotbraun ?	blaßrotbraun ? +—
Gagea lutea	rotbraun ?	keine —
Colchicum autumnale (Blatt) .	orangebraun 4 pi +—	hellblau 15 ea
Tulipa Gesneriana	trübgrün 23 pi	graublau 15 pi
Hyacinthus orientalis	trübgrün 23 pg	graublau 15 pg
Allium ursinum .	hellblau 14 ga	hellblau 14 la
Ornithogalum montanum (?)	hellblau 16 ga	hellblau 14 lc
Veratrum album	blaßhellblau 14 gc +—	hellblau 14 ie

	Epidermis	Parenchym des Grundgewebes
Lilium martagon	keine –	hellblau 15 le
Paris quadrifolius	keine —	hellblau 15 ga
Amaryllidaceae:		
Narcissus pseudonarcissus	trübgrün 23 pg	keine (hellblaue Idioblasten 15 la +)
Iridaceae:		
Iris pumila	gelb 2 lc	gelb 2 ne + + + (ganzes Parenchym hell leuchtend)
Orchidaceae:		
Orchis pallens	orangebraun 4 ng	hellblau 16 ic
morio	rotbraun 5–6 ng +—	hellblau 14 ia
maculata	keine (bräunlich) (3 pi) —+	hellblau 14 ng
latifolia	blaßbräunlich 4 ng —+	hellblau 15 le
militaris	orangebraun 3 ng	hellblau 14 ia
ustulata	orangebraun 4 ng	hellblau 14 la + +
sambucina	orangebraun 4 ng	orangebraune Subepid., übr. Par. keine Fluoreszenz —
Cephalanthera longifolia	orangebraun 4 pi	hellblau 15 ga
pallens	orangebraun 4 pi	hellblau 15 ga
Platanthera bifolia	orangebraun 4 pi +—	hellblau 15 la
chlorantha	orangebraun 4 pi +—	hellblau 15 la
Coeloglossum viride	orangebraun 4 pi	hellblau 14 la
Gymnadenia conopea	orangebraun 4 ng +—	hellblau 14 ga
Listera ovata .	keine (oft Anthocyan)	keine —
Neottia nidus avis	bräunlich (+) Plasma und besonders Kerne hellblau	keine —

Die Liliaceen zeigen also, zum mindesten in ihren Epidermiszellen, eine rechte Mannigfaltigkeit der Fluoreszenzfarben. Wir finden gelbrote bis braune, trübgelbe und hellblaue Fluoreszenz; zuweilen fehlt sie auch ganz. Die Farbgruppen der untersuchten Pflanzen decken sich aber weder mit systematischen Untergruppen noch bilden sie in ihrer bekannten chemischen Beschaffenheit eine abgeschlossene Einheit. Es müssen also diese „Farbgruppen" vorläufig einfach als solche hingenommen werden; ihre chemische Ausdeutung wird vielleicht später einmal möglich sein.

Das Parenchym leuchtet fast stets hellblau, selten gelb.

Die Orchideen hingegen zeigen auch in ihren Epidermiszellen ein recht einheitliches Fluoreszenzverhalten. Die Zellsäfte der Epidermiszellen leuchten trübe orangebraun, die der Parenchymzellen entweder in einem weißlichen bis reinen Himmelblau oder auch überhaupt nicht. Der orangestichig braune Farbton der Epidermiszellen dürfte wohl auf einen für die Orchideen charakteristischen Zellsaftstoff schließen lassen.

Vielleicht kann man das Fluoreszenzverhalten der Liliaceen einerseits und der Orchideen anderseits mit der systematischen Stellung dieser Familien in Parallele setzen: Die ursprünglicheren Liliaceen sind auch in ihrer stofflichen Zusammensetzung mannigfaltiger, während die hochspezialisierten Orchideen in ihrer stofflichen Beschaffenheit weitgehend in einer bestimmten Richtung ausdifferenziert sind.

Im folgenden sollen nun die Zellsaftfluoreszenzen der untersuchten Dikotyledonen angeführt werden, ebenfalls in Anordnung nach Pflanzenfamilien. Innerhalb derselben soll aber nach Fluoreszenzfarbe geordnet werden.

	Epidermis			Rindenparenchym		
Moraceae:						
Humulus lupulus	keine		—	hellblau	15 ne	
Urticaceae:						
Urtica dioica	keine		—	bunt gemischt (grün, gelb, blau)		++
Caryophyllaceae:						
Silene otites	trüborangebraun	5 ne	+	keine		—
inflata	keine		—	keine		—
Cucubalus baccifer	orangebraun	4 ng		hellblau	14 ia	
Stellaria media	keine		—	keine		—
Dianthus umbellatus	dunkelrotbraun	5 ni	+	weißblau	16 ea	

	Epidermis			Rindenparenchym		
Ranunculaceae:						
Anemone ranunculoides	keine		—	hellblau, kaum	16 ng	+—
silvestris	keine		—	hellblau	14 ia	
nigricans	keine		—	hellblau	14 ga	
nemorosa	hellblau	14 ga		hellblau, kaum	14 ne	+—
Ranunculus ficaria	keine (Cuticula lebhaft weißblau)			keine		
spec.	keine		—	hellblau	15 ng	
Clematis vitalba	keine		—	hellblau	14 la	
Aquilegia vulgaris	keine		—	hellblau	14 ga	
Isopyrum thalictroides	hellblau	17 ga		hellblau	14 ne	
Caltha palustris	hellblau	15 ga		hellblau	14 lc	
Adonis vernalis	düster grün	20 lg	+ +	hellblau	15 le	
flammaea	rotbraun	5 ng		hellblau	15 le	
Berberidaceae:						
Berberis vulgaris	keine (nur Cuticula fluoresziert stark weißlich)			keine		
Papaveraceae:						
Chelidonium majus	orangebraun	4 pi		hellblau	14 lc	
Papaver rhoeas (Haare lichtgrün)	orangebraun	4 pi		hellblau	15 ea	
Dicentra spectabilis	hellblau	16 nc		hellblau	15 nc	
Fumaria officinalis	keine		—	hellblau	14 lc	
Corydalis cava	keine		—	hellblau	15 pe	
Cruciferae:						
Sisymbrium austriacum	gelbbraun	3 le		hellblau	14 ga	
Iberis umbellata	dunkelbraun	4 pg	+ +	hellblau	14 ea	
Biscutella laevigata	schwarzbraun	3 pn	+—	hellblau	14 ea	

	Epidermis		Rindenparenchym	
Thlaspi arvense	weißbraun 3 ig		hellblau 14 na	+ + +
Alyssum montanum	düster gelbgrün 24 ni	+	? (Chlorophyll - rot) ?	?
Cardamine amara	keine	—	hellblau 14 ea—na	+ + +
	Subepidermis:		weißbraun (3 li) + !	
pratensis	keine	—	hellblau 15 nc	+
Diplotaxis tenuifolia	keine	—	(Chlorophyll - rot) ?	
Dentaria enneaphylla	keine	—	hellblau 14 ea—14 ga	
bulbifera	keine	—	hellblau 14 ea—ga	
Cheiranthus Cheiri	keine	—	hellblau 15 la	
Brassica oleracea (Kohlrabi)	keine	—	keine	—
Lepidium ruderale	keine	—	keine	—
Resedaceae:				
Reseda lutea	keine	—	hellblau 14 pe	+ —
Crassulaceae:				
Sedum rubrum	keine	—	keine	—
Saxifragaceae:				
Hydrangea opuloides	hellblau 16 le		hellblau 14 lc	
Rosaceae:				
Sanguisorba minor	hellblau 14 gc		hellblau 14 ic	+ +
Geum urbanum	keine	—	? (Chlorophyll - rot) ?	
Rosa canina .	keine	—	keine	—
}	(Zellwände lebhaft hellblau)			
Rubus spec.	keine	—	keine	—
Potentilla Tabernaemontani	keine	—	keine	—
	(Haare und Cuticula hellblau)			

	Epidermis	Rindenparenchym
Geraniaceae:		
Geranium divaricatum	hellblau 14 ie	hellblau 15 ig
Pelargonium zonale	keine —	hellblau 15 ng
Euphorbiaceae:		
Euphorbia amygdaloides	gelbbraun 3 ng	hellblau 14 lc
cyparissias	blaßgrünlichbraun 1 ng +—	hellblau 15 ga +
esula	keine —	? (Chlorophyll-rot)
Papilionaceae:		
Lotus corniculatus	schwach gelbbraun 3 pl +—	hellblau 14 ic
siliquosus	schwach gelbbraun 2 pl +—	hellblau 15 ea
Lathyrus pannonicus	blaßorangebraun 4 pn +—	hellblau 14 nc
Trifolium incarnatum	orangebraun 4 pi	hellblau 15 ga
Astragalus onobrychis	blaßbräunlich (4 pi) +—	hellgraublau 16 ge +—
glycyphyllos[2]	blaßbräunlich (4 pi) +—	hellblau 15 ga
Onobrychis viciaefolia	hellblau 14 ga	hellblau 15 le
Genista pilosa	hellblau 16 ia	hellblau 14 lc
Coronilla emerus . . . . (Chlorophyll in d. Epidermis)	|graublau 15 ni +—	graublau 15 ng +—
Coronilla varia[2]	keine (rote Idioblasten)	hellblau 14 ic
Vicia cracca[2]	keine (rote Idioblasten)	hellblau 14 ne ++
Medicago sativa	hellblau 16 lg	? (Chlorophyll-rot)
falcata	keine —	keine (blauweißl. Zellstr.)
Lathyrus vernus	keine —	graublau u. grüngelb gemischt +
Anthyllis vulneraria .	keine —	keine (blaue Idiobl. 14 nc +)

(Haaransätze lebhaft hellblau)

[2] *Astragalus glycyphyllos*, *Coronilla varia* und *Vicia cracca* haben in Epi- und Subepidermis leuchtend rote Idioblasten (7 la + + + +!), die im Hellfeld nur bei Kenntnis ihrer Lage als hyaline Gebilde aufzufinden sind.

	Epidermis	Rindenparenchym
Polygalaceae:		
Polygala major	blaßorangebraun 4 pl +—	hellblau 16 gc
amara	hellblau 15 la	hellblau 14 ne
chamaebuxus	blaßhellblau 16 ig	hellblau 15 la
Balsaminaceae:		
Impatiens noli tangere	keine	weißblau 17 ec
Guttiferae:		
Hypericum perforatum	keine —	hellblau 14 le
Violaceae:		
Viola canina	keine (grünliche Idiobl.)	keine (blaue Idiobl.)
Thymelaeaceae:		
Daphne laureola	orangebraun 4 pl	hellblau 16 ge
Onagraceae:		
Epilobium angustifolium	keine —	keine —
parviflorum	blaßbräunlich 4 pi +—	? (Chlorophyll-rot)
Umbelliferae:		
Sanicula europaea	hellblau 16 ga	hellblau 15 ic—14 le
Aegopodium podagraria (Blattstiel)	hellblau 16 ic	hellblau 14 lc
Falcaria vulgaris	orangebraun 4 pi	hellblau 15 lc
Anethum graveolens	blaßgelbbraun 3 pi +—	hellblau 15 lg
Primulaceae:		
Primula veris (Haarzellen hellblau)	keine —	keine —
Lysimachia punctata	keine —	(einzelne blaue Z.) +
nummularia	keine —	hellblau — violett 16 ic +— 13 ic

	Epidermis		Rindenparenchym	
Gentianaceae:				
Gentiana verna	gelbbraun 2 ne		manchmal hellblau	
cruciata[3]	orangebraun 4 ne	+ +	hellbl., nicht immer 14 ne	(+ +)
Apocynaceae:				
Vinca minor	keine	—	hellblau 14 la	
Asclepiadaceae:				
Cynanchum vincetoxicum (Cuticula hellblau)	orangebraun 4 pn		keine (hellblaue Idiobl.) (15 le)	
Convolvulaceae:				
Convolvulus arvensis	keine (Randz. blaßblau)		hellblau 15 ic	
Borraginaceae:				
Symphytum tuberosum	graublau 18 ec		hellgrün 20 ga	
Pulmonaria officinalis	graublau 18 ge		hellgrün 20 ga	
Echium vulgare	graublau 18 ge		hellgrün 20 ga	
Myosotis arvensis	grünblau 17 ga		hellblau 15 lc	
Lithospermum officinale	trübgrün 23 ni	+ —	weißblau 15 ea	
arvense	trübgrün 23 ni		weißblau 16 ea	
purpureocoeruleum	grünblau 18 ic		weißgrün 21 ea	+ + +
Cerinthe minor	blattgrün 22 ic		weißblau 16 ea	
Nonnea pulla	graublau 16 ng		weißblau 16 ga	
Anchusa officinalis	blaugrau 17 lg	+ —	weißblau 15 gc	+ + +
Onosma Visianii	keine	—	graublau 16 ng	+ —

[3] Die äußeren Parenchymlagen von *Gentiana cruciata* fand ich meist blau; einmal beobachtete ich neben den hellblauen chlorophyllhaltigen Zellen grüngelbe chlorophyllfreie, beiderlei Zellen bunt gemischt. Zellen der Gefäßbündelscheide auch hellblau.

Wie aus dieser Liste ersichtlich ist, zeigen die Borraginaceen besonders auffällige Fluoreszenzerscheinungen. Interessant ist hier auch der ganze Stengelquerschnitt, indem die äußeren Gewebelagen sehr hell leuchten, das innere Parenchym aber bedeutend blasser, während je eine Zellage innerhalb und außerhalb des Gefäßbündelringes wieder sehr kräftig fluoresziert, in gleicher oder auch anderer Farbe als die äußeren Stengelgewebe. Da von mir in dieser Arbeit nur letztere berücksichtigt wurden, soll auch hier auf die Verhältnisse im Stengelinneren nicht näher eingegangen werden. Bei *Myosotis* und anderen Borraginaceen habe ich aber diese Verteilung der Fluoreszenzintensität im Stengel wiederholt beobachten können.

Labiatae:	Epidermis	Rindenparenchym
Salvia pratensis	trübgrünbraun 1 lg + +	hellblau 15 la
verticillata	trübgrünbraun 1 lg	hellblau 14 ic
splendens	blaßrotbraun 5 ng +—	hellblau 15 le
Stachys silvatica	schwach bräunlich 2 lg +—	weißblau 15 ge
Ballota nigra	eisblau 18 ea	hellblau 16 gc
Thymus ovatus	graublau 15 ig +—	hellgraublau 14 ig +—
Ajuga genevensis	keine —	graublau 14 ig
reptans	hellblau 15 ga	hellblau 15 nc
Glechoma hederacea	keine —	keine, nur blaue Idioblasten 16 la + +
Galeobdolon luteum	keine —	nur blaue Idiobl. 15 ga +
Lamium album	keine —	hellblau 15 la
Solanaceae:		
Lycium vulgare	keine —	eisblau — violett 17 ga — 13 ia + +
Solanum dulcamara	keine —	eisblau — violett 17 ga — 13 la + +
tuberosum	keine —	eisblau — violett 17 ga — 13 la + +

Der Farbtonübergang von der eisblauen Subepidermis über mehr himmelblaues Rindenparenchym zum violetten Markparenchym ist ein mehr oder weniger stetiger.

	Epidermis		Rindenparenchym
Scrophulariaceae:			
Linaria vulgaris	trübgelbbraun 3 pl		hellblau 16 ga
Digitalis purpurea	trüborangebraun 4 ng	+	hellblau 16 ea — 15 ne
Antirrhinum majus	schwach gelbbraun 2 pi	+—	hellblau + 15 le (Chlor.+)
Lathraea squamaria	keine (Cuticula stark hellblau fluoreszierend)		keine
Veronica spec.	keine	—	hellblau 17 pc
Globulariaceae:			
Globularia cordifolia	keine	—	nur Idioblasten hellblau 15 ea +
Rubiaceae:			
Galium cruciata	eisblau 18 ga		eisblau 17 ic
mollugo .	eisblau 18 ga		eisblau 17 ic
verum	keine	—	hellblau 15 gc—lc
Asperula odorata	hellblau 16 ga		hellblau 14 ne
Valerianaceae:			
Valeriana officinalis	bräunlich 4 pi	+—	graublau 15 lg
sambucifolia	bräunlich 4 pi	+—	hellblau 14 ic
Cucurbitaceae:			
Bryonia dioica	orangebraun 4 ne		keine —
Campanulaceae:			
Campanula persicifolia	schwach braun 4 pi — bis +		? (Chlorophyll-rot)
patula	schwach braun 4 pl		?
rapunculoides	keine	—	hellblau 15 la
Compositae:			
Scorzonera austriaca	orangebraun 4 ne		keine —
purpurea	gelbbraun 3 pn		keine —

	Epidermis			Rindenparenchym		
Chrysanthemum leucanthemum .	orangebraun	4 ne	+—	hellblan	14 ia	
Tragopogon pratensis	gelbbraun	2 le		hellblau	14 ga	+
Sonchus arvensis	orangebraun	5 ng	+—	? (Chlorophyll - rot)		
Centaurea Triumfetti	orangebraun	4 ng	+ +	hellblau	14 le	
montana	rotbraun	5 ng		hellblau	14 ea	
cyanus	graublau	15 ig		keine		—
rhenana	keine		—	? (Chlorophyll - rot)		
Matricaria inodora	blaßeisblau	17 pe	+—	himmelblau	15 la	
Leontodon hispidus	eisblau	16 ge		hellblau	14 lc	
Senecio vulgaris	keine		—	hellblau	14 le	
Galinsoga parviflora	keine		—	blaßgraublau	15 ig	+—
Lapsana communis	keine		—	? (Chlorophyll - rot)		
Crepis rhoeadifolia	keine		—	keine		—

In einigen der in den vorstehenden Tabellen angeführten Pflanzenfamilien fällt besonders die einheitlich b l a u e Eigenfluoreszenz der P a r e n c h y m z e l l e n auf. Diese f e h l t hier meist in den E p i d e r m i s z e l l e n.

Anderseits ist auch die Epidermis hier nicht immer fluoreszenzfrei. Bei recht zahlreichen Arten werden in der E p i d e r m i s b r a u n fluoreszierende Zellsaftstoffe angetroffen, die sich im P a r e n c h y m n i c h t finden (nur bei zwei der untersuchten Pflanzen in der Subepidermis).

Derartige Fluoreszenzunterschiede lassen sich recht gut bei Ranunculaceen, Cruciferen und Papilionaceen beobachten, mehr oder weniger auch bei Labiaten, Kompositen u. a.

Bei den R a n u n c u l a c e e n fand ich bei elf der zwölf untersuchten Arten hellblaue Fluoreszenz im Rindenparenchym; bei *Ranunculus ficaria* fehlte sie. In der Epidermis zeigten nur *Anemone nemorosa, Caltha palustris* und deutlicher *Isopyrum thalictroides* blaue Fluoreszenz, die übrigen Arten hatten fluoreszenz-

freie Epidermen. Zwei *Adonis*-Arten jedoch enthielten in der Epidermis einen grün bzw. braun fluoreszierenden Zellsaftstoff.

Auch den Cruciferen kam in fast allen untersuchten Fällen hellblaue Parenchymfluoreszenz zu. In der Epidermis fand ich bei den 13 untersuchten Arten überhaupt keine blaue Fluoreszenz. Bei acht Cruciferen war die Epidermis fluoreszenzfrei, fünf weitere untersuchte Arten zeigten braune Epidermisfluoreszenz. Auch Papaveraceen und Resedaceen hatten blaue Parenchym- und fehlende oder braune Epidermisfluoreszenz; nur *Dicentra spectabilis* leuchtete auch in der Epidermis hellblau. Auffallend ist, daß das häufige Fehlen der Epidermisfluoreszenz bei den Cruciferen parallel geht mit dem Fehlen der Anthozyane in der Epidermis. Es scheint also die Epidermis hier allgemein ärmer an Inhaltsstoffen zu sein als das darunterliegende Parenchym.

Rosaceen, Crassulaceen und Saxifragaceen lassen — soweit ich beobachtete — keinen so scharfen Gegensatz zwischen Epidermis und Parenchym erkennen wie die übrigen Familien: hier fand ich entweder hellblaue oder fehlende Eigenfluoreszenz in beiderlei Geweben.

Die 15 untersuchten Papilionaceen fluoreszieren im Parenchym fast immer hellblau. In der Epidermis fand ich bei sechs Arten braune, bei fünf Arten fehlende und bei vier Arten blaue Fluoreszenz. Braune Fluoreszenz wird auch in anderen Familien in von sonstigen Inhaltsstoffen freien Epidermen angetroffen (siehe z. B. Orchideen). Es muß auch bei den Papilionaceen wieder auf die Parallele mit dem Fehlen der Anthozyane in der Epidermis hingewiesen werden.

Die braune Fluoreszenz erscheint als ein Charakteristikum der Epidermis. Außerhalb der Epidermis fand ich eine solche nur zweimal und dann nur in der Subepidermis, nicht im übrigen Parenchym. Im allgemeinen ist sie nur schwach; am kräftigsten fand ich sie bei 2 Gentiana-Arten, weshalb sich vielleicht *Gentiana* für eine mikrochemische Untersuchung der braunen Epidermisfluoreszenz am besten eignen würde.

Auffallend war das Fluoreszenzverhalten der Borraginaceen, bei denen im allgemeinen dem kräftig grün oder hellblau fluoreszierenden Parenchym eine nur schwach graublau leuchtende Epidermis gegenüberstand. Gute Beispiele hiefür sind *Symphytum tuberosum, Pulmonaria officinalis* und *Echium vulgare* mit hellgrüner, *Anchusa officinalis* mit weißblauer Eigenfluoreszenz im Parenchym.

Die elf untersuchten Labiaten fluoreszierten im Parenchym hellblau. Zuweilen leuchteten nur einzelne Zellen nach Art von

Idioblasten. In der Epidermis zeigten vier Arten braune, drei Arten blaue und vier Arten keine Eigenfluoreszenz. Bei den fünf untersuchten Scrophulariaceen fand ich wieder nur im Parenchym blaue, in der Epidermis aber nur braune Eigenfluoreszenz. *Lathraea squamaria* zeigte keine Fluoreszenz der Zellinhalte. Auf die Solanaceen, die in der Epidermis nicht, im Parenchym blau fluoreszieren, soll in der Besprechung der Ergebnisse eingegangen werden.

Vier untersuchte Rubiaceen zeigten in beiden Geweben blau fluoreszierende Vakuolenstoffe.

In der Familie der Kompositen vermißte ich die übliche blaue Parenchymfluoreszenz nur bei vier der 15 untersuchten Arten. Die Epidermis fluoreszierte bei sieben der untersuchten Arten braun und nur bei drei Arten blau. In fünf Fällen wurde die Epidermis ohne Eigenfluoreszenz gefunden.

Abschließend möchte ich noch einmal darauf hinweisen, daß die im vorangehenden gemachten Angaben für die Stengel blühender Pflanzen gelten, während ich über jahreszeitliche Veränderungen keine Untersuchungen anstellte.

Ergebnisse des zweiten Abschnittes.

Die Beobachtung der Eigenfluoreszenz verschiedener pflanzlicher Gewebe erscheint hervorragend geeignet, stoffliche Unterschiede zwischen denselben aufzuzeigen.

Eine bestimmte Fluoreszenzfarbe wird in sehr vielen Fällen auf einen ganz bestimmten Stoff hinweisen, der gewöhnlich noch nicht mikrochemisch gefaßt wurde, oftmals auch seiner geringen Konzentration wegen nur schwer zu fassen sein wird.

Ich habe zunächst einmal die Fluoreszenz in jedem Einzelfalle genau auf Farbton und Helligkeitswert bestimmt. Daß nicht aus den Fluoreszenzerscheinungen allein (im Falle der Übereinstimmung bei verschiedenen Pflanzen bzw. verschiedenen Geweben derselben Pflanze) auf stoffliche Gemeinsamkeiten geschlossen werden darf, ist wohl selbstverständlich. Anderseits kann man aber im Falle verschiedener Eigenfluoreszenz sicher mit stofflichen Unterschieden rechnen.

Zwischen Epidermis einerseits und Parenchym anderseits fand ich unterschiedliche Eigenfluoreszenz in weitester Verbreitung. Im Farbton unterschieden sich die beiden Gewebe im allgemeinen so augenfällig, daß es seiner genauen Bestimmung für diesen Zweck nicht einmal bedurft hätte. Auch hinsichtlich der Intensität der Eigenfluoreszenz fand ich fast immer Epidermis und darunter-

liegende Parenchymlagen deutlich voneinander verschieden. Das Extrem solcher Intensitätsunterschiede ist wohl das völlige Fehlen der Eigenfluoreszenz in einem der beiden Gewebe. So haben z. B. *Vinca minor, Clematis vitalba* und zwei *Dentaria*-Arten intensive Parenchymfluoreszenz, während die Epidermis fluoreszenzfrei ist. Zwei *Scorzonera*-Arten wiederum fluoreszierten nur in der Epidermis. Im ganzen fand ich die Epidermis bei 59, das Parenchym bei 41 Pflanzen fluoreszenzfrei. Gleichzeitig in beiden Geweben vermißte ich die Eigenfluoreszenz nur selten. Wo aber beide Gewebe fluoreszierten, fand ich im allgemeinen die Leuchtkraft in der Epidermis etwas schwächer und die Fluoreszenzfarbe oft düsterer als im Parenchym. Als auffälligste Beispiele solcher Art möchte ich die Borraginaceen hervorheben, deren Parenchymzellen meist lebhaft hellgrün oder hellblau leuchten, während die Epidermis nur ein schwaches Graublau zeigt. Aber auch anderweitig finden sich solche Intensitätsunterschiede oft sehr deutlich ausgeprägt. Erwähnt seien nur z. B. *Daphne laureola, Cucubalus baccifer* oder *Digitalis purpurea* mit nur schwachbrauner Epidermis und lebhaft hellblauem Parenchym. In der Mannigfaltigkeit der Farberscheinungen fand ich die Epidermis gegenüber dem mehr einförmigen Parenchym ausgezeichnet. In letzterem traf ich vorwiegend hellblaue Eigenfluoreszenz an, so bei 117 der untersuchten Pflanzen. In der Epidermis dagegen stellte ich hellblaue Fluoreszenz nur in 45 Fällen fest. Grüne Eigenfluoreszenz fand sich in meinem Untersuchungsmaterial selten, so bei 10 Pflanzen in der Epidermis, bei 6 Pflanzen im Parenchym. Auffallend war aber die häufige braune Fluoreszenz, die ich fast ausschließlich in der Epidermis beobachtete, so bei 63 meiner Untersuchungspflanzen. Im Parenchym konnte ich überhaupt keine braune Fluoreszenz feststellen, abgesehen von zwei Pflanzen mit brauner Subepidermis (s. unten). Die Intensität der für die Epidermis charakteristischen braunen Eigenfluoreszenz ist aber gewöhnlich nur eine geringe. In vielen Fällen kann sie jedoch durch die Einwirkung der UV-Strahlen verstärkt werden. Solches beobachtete ich vor allem für die fast allen untersuchten Orchideen zukommende orangebraune Fluoreszenz. Ja, bei *Orchis maculata, Orchis latifolia* u. a. gelang es mir, sogar festzustellen, daß die orangebraune Eigenfluoreszenz der Zellsäfte in der Epidermis erst durch die UV-Bestrahlung hervorgerufen wurde. Daß die braune Fluoreszenz wirklich auf Zellsäfte zurückgeht und nicht etwa auf das Plasma, wurde an einigen Liliaceen und Orchideen nachgewiesen, deren Untersuchungsprotokolle S. 536 wiedergegeben sind.

Was nun die subepidermale Lage betrifft, so fand

ich sie im Farbton nur bei zwei meiner Versuchspflanzen deutlich vom übrigen Parenchym verschieden: *Cardamine amara* zeigte sie weißbraun bei fluoreszenzfreier Epidermis und hellblauem übrigem Parenchym; bei *Orchis sambucina* fand ich sie wie die Epidermis orangebraun, während die folgenden Parenchymlagen leer waren. Weniger augenfällig, aber doch verschieden vom übrigen Parenchym fand ich die Subepidermis bei *Lycium vulgare, Solanum dulcamara* und *tuberosum.* Während die Epidermis hier fluoreszenzfrei war, zeigte sich die Subepidermis in eisblauer, das übrige Rindenparenchym in mehr himmelblauer, das Markparenchym aber in violetter Farbe. Der Farbtonübergang war jedoch ein mehr oder weniger stetiger. Häufig begegneten mir auch Fälle, wo in der Subepidermis alle Zellen fluoreszierten, während in den folgenden Parenchymlagen nur noch einzelne Zellen — nach Art von Idioblasten — leuchteten, jedoch im gleichen Farbton wie die Subepidermis. In anderen Fällen wieder zeigte das ganze Rindenparenchym gleichmäßige Eigenfluoreszenz.

Die Abgrenzung der subepidermalen Lage gegenüber dem übrigen Parenchym erscheint also in der Eigenfluoreszenz weniger scharf ausgeprägt als in der Anthozyanführung. Nur ausnahmsweise ist die Fluoreszenzfarbe der Subepidermis deutlich vom übrigen Parenchym verschieden.

Epidermis einerseits und Parenchym andererseits zeigen dagegen in nahezu allen untersuchten Fällen unterschiedliche Zellsaftfluoreszenz.

Die durch die frühe entwicklungsgeschichtliche Sonderung bedingten stofflichen Verschiedenheiten dieser benachbarten Gewebe lassen sich also durch die Prüfung der Eigenfluoreszenz deutlich erkennen.

III. Vitalfärbung mit basischen Stoffen.

Allgemeines.

Als dritte Untersuchungsmethode diente Färbung mit vier basischen Vitalfarbstoffen. Es kann hier nicht auf die zahlreichen Ergebnisse bisheriger Vitalfärbungsarbeiten eingegangen werden. Auch hinsichtlich der Charakteristik der einzelnen Farbstoffe muß auf die betreffenden Originalarbeiten (Pfeffer, Küster, Overton, Guillemond, P. A. Dangeard, Drawert, Strugger, Höfler, Hofmeister und viele andere mehr) verwiesen werden, da ich hier nur solche Ergebnisse früherer Arbeiten berühren kann, die zum Verständnis meiner eigenen Untersuchungen notwendig sind.

Es wurden gut untersuchte Vitalfarbstoffe verwendet, die im allgemeinen im schwach alkalischen Farbbad geboten wurden.

Rhodamin B (Overton 1900, Drawert 1937/39, Strugger 1938, 1949, Johannes 1941, Höfler 1949, Waldheim 1949 u. a.) liegt bekanntlich in der Lösung in molekularer Form vor und ist so p_H-unabhängig. Es wird leicht und meist mit violettroter Farbe in Zellsaft- und Plasmalipoiden gelöst.

Neutralrot (Küster 1918/26/29/42, Guillemond 1934, Strugger 1936/40, Drawert 1940, Höfler 1946/47/49 u. a.) ist allbekannt als besonders unschädlicher Farbstoff, der im sauren Gebiet die Membranen, im alkalischen die Vakuolen anfärbt.

Chrysoidin (Wulff 1934, Drawert 1940, Hofmeister 1948) wird in speicherstoffhaltigen Vakuolen mit orangegelber Farbe aufgenommen. Im Falle spreicherstofffreier Vakuolen kann zuweilen Plasmafärbung beobachtet werden.

Brillant-Cresylblau (Irwin 1922, P. A. Dangeard 1932, Drawert 1940, Wiesner 1951) färbt wie Neutralrot im alkalischen Bereich im allgemeinen die Vakuole, und zwar mit blauer bis grüner Farbe.

Für meine Untersuchungen war es nun vor allem wichtig, Pflanzen zu finden, die die verwendeten Vitalfarbstoffe entweder nur in der Stengelepidermis oder nur im Grundgewebe des Stengels speicherten bzw. auch in einzelnen peripheren Zellagen desselben.

Wo Epidermis und Parenchym sich anfärbten, beobachtete ich gewöhnlich unterschiedliche Farbtöne, namentlich bei Neutralrot und Brillant-Cresylblau. Besonders augenfällig ist die Metachromasie der Akridinorange-Färbung, die ich selbst nur in Einzelfällen gebrauchte. Für dieses Fluorochrom konnte Höfler (1948) zeigen, daß die grüne Fluoreszenz auf chemische Bindung des Farbstoffs durch Speicherstoffe des Zellsaftes zurückzuführen ist, während die gelbrote auf einer Ionenspeicherung beruht. Wiesner (1951) fand den Farbtonunterschied mehrerer Hellfeldfarbstoffe in verschiedenartigen Zellen ebenfalls durch deren unterschiedlichen Speicherstoffgehalt bedingt. Jedoch darf aus dem Farbton der Ionenspeicherung nicht immer auf das Fehlen von Speicherstoffen geschlossen werden, da nach deren Absättigung in speicherstoffarmen Zellen auch noch im Farbton überdeckende Ionenspeicherung auftreten kann.

Welche nun die Speicherung bedingenden Stoffe in der Zelle sind, ist bis jetzt nur sehr ungenügend geklärt (siehe P. Dangeard 1947). Oft sind es Gerbstoffe (das gilt besonders für Rhodamin B, siehe Ruhland 1908, Drawert 1937, Waldheim 1949); aber auch Flavonole oder noch unbekannte Zellsaft-

stoffe mögen in vielen Fällen an der Farbstoffbindung beteiligt sein (vgl. Guilliermond-Atkinson 1941).

Methode der Untersuchungen.

Die zu untersuchenden Pflanzen wurden, wie oben — S. 513 — angegeben, eingesammelt und aufbewahrt. Den Stengeln der Pflanzen entnahm ich dann etwa drei bis fünf Zellagen dicke Oberflächenschnitte und häufig auch Querschnitte. Diese wurden 20 bis 30 Minuten lang in folgenden Farblösungen belassen:

1. Rhodamin 1 : 1000;
2. Neutralrot 1 : 10.000;
3. Chrysoidin 1 : 10.000;
4. Brillant-Cresylblau 1 : 10.000.

(Wo Konzentrationen 1 : 5000 zur Anwendung kamen, Vermerk.)

Zur Herstellung wurden Leitungswasser oder Pufferlösungen der p_H-Stufen 3, 7 und 10 (Phosphatpufferung) verwendet. Nach etwa fünfminutiger Auswaschung in Leitungswasser bzw. im gleichnamigen farblosen Puffer brachte ich die Schnitte in Traubenzucker (Konzentration je nach dem osmotischen Wert zwecks Erreichung einer mäßigen Plasmolyse), in dem ich sie gewöhnlich auch beobachtete.

In den folgenden Protokollen sollen einige Abkürzungen verwendet werden, und zwar:

Ep. = Epidermis, Sub. = Subepidermis, Par. = übriges Parenchym, Rha = Rhodamin, Chr = Chrysoidin, NR = Neutralrot, Brbl = Brillant-Cresylblau.

Die Farbenbezeichnungen sind in den Vitalfärbeprotokollen nur in Worten angegeben, da mir die Ostwaldsche Farbmeßtafel erst seit Aufnahme der fluoreszenzmikroskopischen Untersuchungen zur Verfügung stand. In deren Ziffern (s. oben S. 535) ausgedrückt, würden bedeuten: violettrot = 10 (bis 11) ga, ia, la; weinrot = etwa 8 pc, erbeerrot = etwa 7 pc, gelbrot 5 bis 6 pc, ziegelrot 5 bis 6 ne; eisblau 16 bis 17 ga bis ia, grünblau 17 bis 18 ia bis la, kornblumenblau etwa 15 pc, himmelblau 14 ia bis na, violett 13 ga bis na; orange 4 ia, nc, na.

Bei der Wiedergabe der Versuchsprotokolle (teilweise sehr gekürzt) möchte ich zunächst solche Pflanzen anführen, die eine deutlich bevorzugte Speicherung in einem der beiden Gewebe erkennen lassen.

Eine speicherstoffreiche Epidermis zeigt z. B.:

1. *Medicago sativa:* 8. 9. 1950, Färbedauer 30 Minuten. Rha 1 : 1000, Chr, NR, Brbl 1 : 10.000.

Rha: Alle Epidermiszellen violettrot, Par. ungefärbt, n/100 NH_3-Lösung: Epidermiszellen etwas mehr gelbrot, Schließzellen nach 5 Minuten entfärbt, die um die Schließzellen gelegenen Zellen zitronengelb.

Chr: Epidermiszellen schwach gelb, Schließzellen orangegelb, Par. ungefärbt; manchmal auch nur randliche Membranfärbung in der Ep.

NR: Epidermiszellen violettrot, Par. meist diffus erdbeerrot, ein Exemplar zeigte dunkelrote Körnchen in den Parenchymzellen. n/100 NH_3-Lösung: Par. binnen 5 Minuten entfärbt, Ep. erst braungelb, nach 10 Minuten nur noch blaßgelb; die anfänglich blassen Schließzellen dagegen zeigen zunehmende Rotfärbung, durch welche sie sich nach 10 Minuten auffällig von den übrigen Epidermiszellen abheben.

Brbl: Ep. blaßeisblau, randnahe Zellen grünblau, Sub. kornblumenblau, im Par. einzelne violette Zellen, n/100 NH_3-Lösung entfärbt alle Parenchymzellen, Ep. nur grün bis gelb verfärbt.

Akridinorange (ergänzende Untersuchung) 1:10.000, $p_H = 10$: Ep. gelbgrüne Fluoreszenz, Par. blaßgelbrote im Sommer 1949, dagegen im November 1950 nur blaßgrüne Fluoreszenz der Ep. und leuchtend grüne des Par. (Verschiebung der Speicherstoffe?).

Medicago sativa speichert also Rha und Chr nur in der Epidermis, NR und Brbl in der Epidermis mit dem wahrscheinlich durch chemische Bindung bedingten Farbton, im Par. mit dem der Ionenspeicherung.

Ein weiteres Beispiel bietet:

2. *Ballota nigra:* 6. 9. 1950. Farbkonzentration wie bei Medicago, Färbedauer 30 Minuten.

RhaB: Ep. violettrot, daneben zuweilen blaukörnig. Gerbstoffällung, Par. manchmal mit leicht auswaschbarer weinroter Färbung. n/100 NH_3: Zunächst alle Epidermiszellen gelb, Par. farblos; Zellen um die Schließzellen nach 10—20 Minuten vorübergehend rosa, nach 30 Minuten kaum noch, dafür vorher farblose Schließzellen rot.

Chr: Ep. orangegelb (nicht immer so), Par. ungefärbt.

NR: Ep. violett, Par. erdbeerrot; NH_3 entfärbt Par., Ep. dagegen nur gelbrot verfärbt. (Erdbeerrote Parenchymfärbung manchmal auch vermißt; in der Ep. zuweilen vereinzelt erdbeerrote Zellen neben den üblichen violettroten).

Brbl: Ep. schwach eisblau, am Schnittrand kräftiger, mit NH_3 nach Grün verfärbt; Par. vollkommen farblos.

Akridinorange, 1:10.000, p_H 10, 10 Minuten, nicht aufgenommen, nur blaue Eigenfluoreszenz (siehe dies). (Geprüft wurde allerdings nur ein Spätherbstexemplar im November 1950.)

Ballota nimmt also gewöhnlich Rha, Chr, Brbl nur in der Epidermis auf, während NR in der Ep. wohl chemisch, im Par. wahrscheinlich in Form von Ionen gespeichert wird (nur selten).

Im folgenden weitere gekürzte Protokolle von Versuchen, die ebenfalls eine bevorzugte Epidermisfärbung erkennen lassen:

3. *Hyacinthus orientalis:*	Rha	Ep. +	Sub. –	Par. –
	Chr	Ep. –	Sub. –	Par. –
10. 3. 1950: 20 Minuten	NR	Ep. +	Sub.	Par. +
	Brbl	Ep. +	Sub. –	Par. –

NR: Ep. violettrot, Sub. erdbeerrot, übriges Par. ziegelrot.

4. *Isopyrum thalictroides:*	Rha	Ep.	Sub. –	Par. –
	Chr	Ep. – +	Sub. –	Par. –
2. 4. 1950: 45 Minuten	NR	Ep. +	Sub. +	Par. – +
	Brbl	Ep. +	Sub. + –	Par. – +

Ep. nach NR-Färbung violettrot, Par. ziegelrot.

5. *Isatis tinctoria:*	Rha	Ep. +	Sub. –	Par. –
	Chr	Ep. –	Sub. –	Par. –
22. 7. 1950: 40 Minuten	NR	Ep. +	Sub. +	Par. –
	Brbl	Ep. +	Sub. –	Par. –

NR: Ep. diffus rotviolett, Par. dunkeltropfig entmischt.

6. *Erythraea Centaurium:*	Rha	Ep. +	Sub. –	Par. –
	Chr	Ep. –	Sub. –	Par. –
30. 6. 1950: 25 Minuten	NR	Ep. + +	Sub. +	Par. +
	Brbl	Ep. + –	Sub. –	Par. –

NR: Ep. violettrot, Par. gelbrot.

7. *Lathyrus pratensis:*	Rha	Ep. +	Sub. –	Par. –
	Chr	Ep. + !	Sub. –	Par. –
12. 4. 1950: 30 Minuten	NR	Ep. +	Sub. +	Par. +
	Brbl	Ep. +	Sub. +	Par. –

Rha: Blaßrosa und blaukörnige Fällung.
NR: Ep. blaßviolett, entmischt, Par. ziegelrot.

8. *Galeobdolon luteum:*	Rha	Ep.	Sub. –	Par. –
	Chr	Ep. –	Sub. –	Par. –
14. 4. 1950: 30 Minuten	NR	Ep. +	Sub. –	Par. –
	Brbl	Ep. +	Sub. –	Par. –

NR: Ep. violettrot, teilweise auch körnige Speicherung.

9. *Lamium maculatum:*	Rha	Ep. +	Sub. –	Par. –
5. 10. 1949: 20 Minuten	Chr	Ep. + –	Sub. –	Par. –
	NR	Ep. +	Sub. –	Par. –
(Plasmolyse in 1,5 Trz.)	Brbl	Ep. + –	Sub. –	Par. –

Rha und NR: Entmischung in Schließzellen und Drüsenhaaren, Vak. kontr. sonst.

10. *Ajuga reptans:*	Rha	Ep. +	Sub. –	Par. –
	Chr	Ep. – +	Sub. –	Par. –
30. 5. 1950: 30 Minuten	NR	Ep. +	Sub. +	Par. –
	Brbl	Ep. + +	Sub. +	Par. +

Chr.: Nur Schließzellen kräftig, übrige Ep. schwach gefärbt.
Brbl: Ep. blaßeisblau, Sub. kornblumenblau, Par. violett.

11. *Veronica beccabunga:*	Rha	Ep. +	Sub. –	Par. –
	Chr	Ep. –	Sub. –	Par. –
23. 7. 1950: 30 Minuten	NR	Ep. +	Sub. – +	Par. – +
	Brbl	Ep. +	Sub. –	Pär. –

Rha: Ep. violettrosa, 1 bis 3 große dunkelrote Entmischungskugeln.
NR: Ep. rosa, eine große Entmischungskugel, in Sub. und Par. ziegelrote Idioblasten.
Brbl: Ep. kornblumenblau.

12. *Melampyrum nemorosum:*	Rha	Ep.	Sub. –	Par. –
13. 6. 1950: 30 Minnten	Chr	Ep.	Sub. –	Par. –
	NR	Ep.	Sub. +	Par. +
(Rha u. Chr 1 : 5000)	Brbl	Ep.	Sub. – +	Par. –

NR: Ep. violettrot, Par. erdbeerrot.
Brbl: Ep. eisblau, Sub. einzelne Randzellen grünblau.

13. *Scabiosa ochroleuca:*	Rha	Ep. +	Sub. – +	Par. –
22. 10. 1949: 20 Minuten	Chr	Ep. +	Sub. –	Par. –
	NR	Ep. +	Sub. – +	Par. –
(Plasmolyse in 1,5 Trz.)	Brbl	Ep. + –	Sub. – +	Par. –

Rha, NR und Brbl: Zeitweilig auch blasse Parenchymfärbung (einzelne Zellen).

14. *Bryonia dioica:*	Rha	Ep. +	Sub. –	Par. –
	Chr	Ep. –	Sub. –	Par. – (+)
18. 6. 1950: 30 Minuten	NR	Ep. +	Sub. +	Par. + –
	Brbl	Ep. +	Sub. – (+)	Par. –

Chr: Im Par. einzelne gefärbte Idioblasten.
NR: Ep. violettrot, Par. (besonders Sub.) erdbeerrot.
Brbl: Ep. eisblau, in der Sub. blasse Wundrandfärbung.

15. *Centaurea cyanus:*	Rha	Ep. +	Sub. –	Par. –
	Chr	Ep. – +	Sub. –	Par. –
	NR	Ep. + +	Sub. +	Par. +
	Brbl	Ep. +	Sub. –	Par. –

Chr: Elektivfärbung der Schließzellen, übrige Ep. blaßgelb.
NR: Violettrote Ep., erdbeerrotes Par.

Weitere Pflanzen mit bevorzugter Epidermisfärbung sollen, unter Verzicht auf einzelne Protokolldaten, in Form einer Liste angeführt werden. Das Zeichen (+) bedeutet, daß nur Idioblasten (bzw. in der Epidermis auch Schließzellen oder Drüsenhaare) gefärbt sind.

		Ep.	Sub.	Par.		Ep.	Sub.	Par.
Tulipa Gesneriana	Rha	+	–	–	Chr	–	–	–
	NR	+ +	–	+	Brbl	+	–	–
Dianthus ameria	Rha	+	– +	–	Chr	+	–	–
	NR	+	+ +	+	Brbl	(+) +	–	–
Ranunculus platanifolius	Rha		–	–	Chr	–	–	–
	NR		–	–	Brbl	–	–	–
Anemone nigricans	Rha		–	– (+)	Chr	–	–	–
	NR		–	– (+)	Brbl	–	–	–
Papaver rhoeas	Rha		–	–	Chr	–	–	–
	NR		–	–	Brbl	+ –	–	–
Impatiens noli tangere	Rha	+	–	–	Chr	–	–	–
	NR	+	–	–	Brbl	+ –	– +	–
Lavatera thuringiaca	Rha	(+)	–	–	Chr	–	–	–
	NR	+	–	–	Brbl	(+)	–	(+)
Primula veris	Rha		–	–	Chr	+	–	–
	NR		–	(+)	Brbl	– +	–	–
Ajuga genevensis	Rha		–	–	Chr		–	–
	NR		–	–	Brbl		– +	–
Galeopsis angustifolia	Rha				Chr		–	–
	NR				Brbl			+ –
Stachys silvatica	Rha			–	Chr	+ –	–	–
	NR			+	Brbl	+	+ –	–
Stachys annua	Rha		+	+	Chr	+ –	–	–
	NR		–	–	Brbl	+ –	–	–
Salvia glutinosa	Rha		–	–	Chr	–	–	–
	NR		–	–	Brbl	+	–	–
Digitalis ambigua	Rha		–		Chr	+	– (+ +)	–
	NR		+ +		Brbl	+ –	–	–
Tozzia alpina	Rha		–	–	Chr	–	–	–
	NR		+	– +	Brbl	+ –	–	–
Lathraea squamaria	Rha	+	+ –	–	Chr	–	–	–
	NR	+	–	(+)	Brbl	–	–	– (+)
Senecio Fuchsii	Rha	(+ +) –	–	–	Chr		–	–
	NR	+	+ –	+ –	Brbl		–	–
Tragopogon pratensis	Rha	(+)	–	–	Chr	–	–	–
	NR	+	–	–	Brbl	+	–	–

Für ausschließliche oder bevorzugte Farbstoffaufnahme im Parenchym sind gute Beispiele Coronilla, Lysimachia und andere mehr.

1. *Coronilla varia* zeigt besonders intensive Parenchymfärbung, während die Epidermis gewöhnlich farbstofffrei ist. Sie wurde auf Anregung Herrn Professor Höflers zum Ausgangspunkt meiner Vitalfärbeuntersuchungen.

Rha: Ep. ungefärbt, Par. kräftig violettrot; nur in den jüngsten Stengelabschnitten zuweilen auch schwache Epidermisfärbung.

Pflanzen vom sonnigen oder schattigen Standort zeigen dagegen kein unterschiedliches Verhalten gegenüber den verwendeten Farbstoffen.

Chr: Ep. niemals gefärbt, Par. intensiv orangegelb; die nach Vitalfärbung bekanntlich oft zu beobachtende Vakuolenkontraktion ist hier besonders deutlich zu sehen. In ihrem Endstadium fand ich das Plasma ganz hyalin, so daß man glauben könnte, das Bild einer Kappenplasmolyse vor sich zu haben.

NR: Ep. ungefärbt, Parenchym violettrot; nur selten in jüngeren Stengelteilen auch blaßviolette Epidermisfärbung. Durch n/100 NH_3-Lösung Par. von Violettrot nach Gelbrot verfärbt (nur schwach).

Brbl: Ep. stets ungefärbt, Par. mit zahlreichen eisblauen Zellen, die durch NH_3-Einwirkung im Farbton nicht verändert werden. Ergänzende Untersuchung in Toluidinblau 1:10.000, $p_H = 10$, zeigte ebenfalls die Ep. ungefärbt, das Par. aber blau.

Akridinorange 1:10.000, p_H 10: Epidermiszellen fluoreszenzfrei, nur die Schließzellen zeigen grüne Fluoreszenz, Par. kräftig grün fluoreszierend.

2. *Lysimachia nummularia* (ganz ähnlich verhält sich auch *Lysimachia punctata):* in der Sub. 3 bis 4 Zellen breite ungefärbte Streifen.

Rha: Ep. ungefärbt (nach 40minutigem Farbbad einzelne Randzellen rosa); Par. dagegen schon nach 20 Minuten intensiv rotviolett, zum Teil mit blaukörniger Fällung, in der Sub. auffallenderweise entweder diffuse Färbung oder Fällung, während im übrigen Par. beides nebeneinander vorkommt. Bei anderen Pflanzen tritt letzteres in der Farbintensität meist zurück gegenüber der Sub.

Chr: Ep. ungefärbt (Randzone blaßgelb bei p_H 8), Parenchymzellen bei p_H 3 orangegelb, bei p_H 8 reingelb, in den randlichen Zellen rotgelbe Krümel.

NR: Ep. ungefärbt, nur von p_H 8 an blaßrosa, also wahrscheinlich Ionenfärbung, die ich in der Ep. sonst kaum antraf.

Brbl: Ep. bei p_H 3 und 7 ungefärbt, bei p_H 8 randliche Epidermiszellen schwach eisblau; Sub. mehr kornblumenblau, Par. zuweilen violett. L. punctata hatte eine mehr grünblaue Sub. und ein himmelblaues Par.

Es scheint also der Gehalt an Speicherstoffen bei den beiden untersuchten *Lysimachia*-Arten auf das Parenchym beschränkt zu sein.

Im folgenden bringe ich weitere ähnliche Protokolle in gekürzter Form:

3. *Saxifraga aizoon:*	Rha	Ep. + –	Sub. +	Par. –
	Chr	Ep. + –	Sub. +	Par. +
8. 7. 1950: 30 Minuten	NR	Ep. –	Sub. +	Par. +
	Brbl	Ep. – +	Sub. + –	Par. + –

Rha: Ep. nur sehr blaßviolett, am Rand mit mäßiger blaukörniger Fällung, einzelne Drüsenhaarzellen gefärbt, deren Köpfchen mit blauschwarzer Fällung, Par. mit diffuser und mit Krümelfärbung.
Chr: Sub. diffus gefärbt, übriges Par. tropfig entmischt, NR desgleichen.
Brbl: Im Par. nur breiter Rand gefärbt, in der Ep. Drüsenköpfchen.

4. *Hydrangea opuloides:*	Rha	Ep. –	Sub. +	Par.
	Chr	Ep. –	Sub. +	Par.
1. 4. 1950: 40 Minuten	NR	Ep. –	Sub. +	Par.
	Brbl	Ep. –	Sub. +	Par.

(In der Ep. der roten Form Leucoplasten mit Stärke).
Rha: Par. violettrot, rote Form mit diffuser Färbung, weiße entmischt.
Chr: Desgleichen (eine große goldgelbe Entmischungskugel bei der anthocyanfreien Form).
NR: Sub. violettrot, bei der weißen Form nur in Randnähe je eine große Entmischungskugel; im übrigen Par. erscheinen nur ziegelrote Idioblasten.
Brbl: Zahlreiche blaue Zellen im Par., nach 45minutigem Farbbad auch schwache Färbung in der Schnittrandzone der Epidermis.

5. *Hedysarum obscurum:*	Rha	Ep. –	Sub.	Par. +
	Chr	Ep. –	Sub.	Par. + –
7. 7. 1950: 30 Minuten	NR	Ep. –	Sub.	Par. + –
	Brbl	Ep. –	Sub.	Par. +

Rha: Par. rotviolett, mit blauvioletter Fällung.
NR: Sub. violettrot, Par. rosa.
Brbl: Sub. kornblumenblau, Par. teilweise ähnlich Sub., teilweise mit blauschwarzen Fällungen.

6. *Lathyrus megalanthus:*	Rha	Ep. + –	Sub. +	Par. –
	Chr	Ep. –	Sub. –	Par. –
28. 6. 1950: 25 Minuten	NR	Ep. –	Sub. +	Par. +
	Brbl	Ep. –	Sub. +	Par. –

Rha: Rosafarbige Ep., violette Sub.
NR: Violettrote Sub., weinrotes Par.
Brbl: Eisblaue Sub.

7. *Geranium silvaticum:*	Rha	Ep. – +	Sub.	Par. + –
	Chr	Ep. – +	Sub.	Par. + –
22. 7. 1950: 30 Minuten	NR	Ep. – +	Sub.	Par. +
	Brbl	Ep. – +	Sub.	Par. +

Ep. zeigt in allen Farblösungen leichte Wundrandfärbung.
Rha: Sub. diffus rosa und Farbstoffkrümel, Par. nur mit blaustichigen Krümeln in einzelnen Zellen.
NR: Sub. violettrot, Par. erdbeerrot.
Brbl: In der Sub. einzelne Zellreihen mit Fällungen.

8. *Epilobium angustifolium:*	Rha	Ep.	+ –	Sub.		Par.	
	Chr	Ep.	–	Sub.		Par.	
18. 6. 1950: 40 Minuten	NR	Ep.	+ –	Sub.	+	Par.	
	Brbl	Ep.	–	Sub.	+ –	Par.	

Rha: Sehr blaßrosa, selten Körnchen in der Ep., Sub. rosa, stets mit blaustichigen Körnchen, Par. nur solche.
Chr: In der Ep. nur geschädigte Zellen mit goldbraunen Tröpfchen, Par. diffus gefärbt.
NR: Ep. kaum gefärbt, Sub. diffus rosa, Par. mit roten Körnchen.
Brbl: Sub. diffus eisblau, zuweilen mit Körnchen, Par. nur mit violettblauen Körnchen.

9. *Ameria alpina:*	Rha	Ep.	+	Sub.	+	Par.	
	Chr	Ep.	–	Sub.	+ –	Par.	
7. 7. 1950: 30 Minuten	NR	Ep.	–	Sub.	+	Par.	
	Brbl	Ep.	–	Sub.	+	Par.	

(Cuticula in Rha und Chr intensiv gefärbt).
Rha: Durchwegs blauschwarze Krümel.
NR: Sub. erdbeerrot, Par. ziegelrot.
Brbl: Sub. kornblumenblau, Par. violett.

10. *Mentha aquatica:*	Rha	Ep.	–	Sub.	+	Par.	+
	Chr	Ep.	–	Sub.	–	Par.	–
26. 6. 1950: 30 Minuten	NR	Ep.	+ –	Sub.		Par.	
	Brbl	Ep.	–	Sub.		Par.	

Rha: Gefärbte Zellen und solche mit Gerbstoffällungen.
NR und Brbl: Körnchenspeicherung im Par.

11. *Lycium vulgare:*	Rha	Ep.	–	Sub.	+	Par.	+
	Chr	Ep.	–	Sub.	–	Par.	–
27. 9. 1949: 25 Minuten	NR	Ep.	– (+)	Sub.		Par.	
	Brbl	Ep.	– +	Sub.		Par.	

Rha: Par. rotviolett.
NR: Schließzellen und Wundrandzellen in der Ep. gefärbt.
Brbl: Ep. blaßeisblau, Sub. grünlichblau, Par. violette Zellen.

12. *Achillea millefolium:*	Rha	Ep.	– +	Snb.	+	Par.	+
	Chr	Ep.	–	Sub.	+	Par.	+
26. 9. 1949: 25 Minuten	NR	Ep.	–	Sub.	+	Par.	+
	Brbl	Ep.	– +	Sub.	+	Par.	+

Rha: In der Ep. erst nach 2stündigem Farbbad (1 : 5000) blasse Färbung, nach 16stündiger Auswaschung jedoch nur noch Ep. gefärbt. Im einzelnen wurde der Farbstoffübertritt vom Par. her nicht verfolgt.
Chr: Am 7. 10. auch einzelne Epidermiszellen gefärbt, stark entmischt.
NR: Am 7. 10. wie Chr einzelne Epidermiszellen gefärbt.
Brbl: In der Ep. blasse Wundrandfärbung, Sub. diffus gefärbt, Par. entmischt.

13. *Scilla bifolia:*	Rha	Ep.	– +	Sub.		Par.	
	Chr	Ep.	– +	Sub.		Par.	
3. 4. 1950: 40 Minuten	NR	Ep.	– +	Sub.		Par.	
	Brbl	Ep.	– +	Sub.		Par.	

In der Ep. nach allen Färbungen kräftig gefärbte Idioblasten, die sich in schmalen Längsreihen über den ganzen Schnitt verteilen (jeweils 3 bis 4 Zellen lang). Ein ganz analoges Verhalten zeigt auch *Gagea lutea*.

Par. blaßviolettrot in Rha, blaßgelb in Chr, blaßweinrot in NR, blaßblau in Brbl.

Weitere Pflanzen mit bevorzugter Parenchymfärbung sollen wiederum nur in Form einer Liste angeführt werden:

		Ep.	Sub.	Par.		Ep.	Sub.	Par.
Clematis recta	Rha	+ –		–	Chr	–	–	–
	NR	– +		+	Brbl	– +	+	+
Raphanus raphanistrum	Rha	– +		+	Chr	–	–	—
	NR	+ –		+	Brbl	– +	+	+ +
Saxifraga rotundifolia	Rha	+		+	Chr	–	+ –	–
	NR	–		+ –	Brbl	– +	+	–
Lotus corniculatus	Rha	+ –		+	Chr	–	+	
	NR	+ –		+	Brbl	–	+	
Melilotus officinalis	Rha	+ –			Chr	–	+	+ –
	NR	+ –			Brbl	–	+ –	–
Lathyrus vernus	Rha	–		+ –	Chr	–	(+)	–
	NR	+		+	Brbl	+	+	
Vicia cracca	Rha	+		–	Chr	–	–	–
	NR	–		–	Brbl	–	+ –	–
Onobrychis arenaria	Rha	+ –		–	Chr	–		–
	NR	+ –		+	Brbl	– +		+ –
Epilobium alpestre	Rha	– (+)	–	–	Chr	–	–	–
	NR	– (+)	–	(+)	Brbl	– +	+	+
Origanum vulgare	Rha	–		+	Chr	–	–	–
	NR	– (+)		+	Brbl	–	– +	–
Solanum nigrum	Rha	–			Chr	–	–	–
	NR	–			Brbl	– +	+	+ +

Anmerkung: (+) bedeutet: Idioblasten gefärbt (z. B. bei *Origanum* die Drüsenhaare).

Die im folgenden angeführten Pflanzen nehmen zwar die Mehrzahl der verwendeten Farbstoffe in mehreren Gewebelagen auf, doch meist in verschiedenen Speicherformen.

Wiederum sollen zunächst zwei Beispiele dieser Gruppe etwas ausführlicher dargestellt werden:

1. *Iris pseudacorus:* 8. 8. 1950, Färbung 20 bis 40 Minuten (Epidermis dicht erfüllt mit Leukoplasten).

Rha: Ep. violett, nach 20 Minuten allmähliche Entmischung, Sub. erst nach 45minutigem Farbbad blaßviolettrosa.

Chr: Nur die Ep. goldgelb (Par. auch nach 40 Minuten ungefärbt), Schließzellen von pH 3 an gefärbt, übrige Epidermiszellen erst im alkalischen Bereich.

NR: Epidermiszellen auch schon bei pH 3 gefärbt, fast blauviolett, Sub. erst im alkalischen Bereich erdbeerrot, im übrigen Par. einzelne gelbrote Zellen.

Brbl: Ep. eis- bis grünblau schon bei pH 3, Sub. kornblumenblau etwa vom Neutralpunkt an, übriges Par. desgleichen, aber blasser.

Nach den vorliegenden Ergebnissen dürfte es sich in der Epidermis um eine chemische Bindung des Farbstoffes handeln, während im Parenchym meist wohl nur Ionenspeicherung vorliegt. Auffallend ist, daß die Parenchymfärbung bei einer Kontrolle im Oktober (am letzten lebenden Exemplar des Wiener Botanischen Gartens) vermißt wurde. Vielleicht kann das mit einer Änderung der Zellsaftreaktion in der alternden Pflanze erklärt werden: Der nicht mehr so saure Zellsaft vermag den eindringenden Farbstoff nicht mehr zu dissoziieren und so nicht mehr als „Ionenfalle" zu wirken, weshalb es zu keiner sichtlichen Speicherung der verwendeten Farbstoffe im Parenchym kommt.

2. *Chondrilla juncea* (20. 7. 1950):

Rha: Ep. diffus violettrot, in manchen anderen Untersuchungen auch blaukörnige Gerbstoffällung, Sub. dunkelweinrot, nach 20 Minuten noch diffuse Färbung, nach 30 Minuten Entmischungserscheinungen, ebenso in dem etwas blasseren übrigen Par.; durch NH_3-Einwirkung verfärben sich alle Zellen des Schnittes etwas nach Gelbrot hin mit Ausnahme der besonders intensiv gefärbten Schließzellen.

Chr: Nur die Ep. gefärbt, bei p_H 3 goldbraun, bei pH 8 bis 10 hellgelb; durch NH_3-Einwirkung werden auch die intensiv goldgelben Entmischungskugeln der Schließzellen wieder aufgelöst; die Zellen erscheinen nun blaßzitronengelb.

NR: Ep. violettrot, ab p_H 3, Sub. bei pH 7 bis 8 erdbeerrot, Par. gelbrot. (Ein einziges Mal fand ich — Anfang November — auch die Sub. violettrot getönt.) Durch n/100 NH_3-Lösung wird die erdbeer- bis gelbrote Parenchymfärbung binnen 3 bis 5 Minuten verdrängt, während sich die Epidermiszellen nur gelb verfärben.

Brbl: Ep. eisblau, am Schnittrand grünblau, Sub. im alkalischen Bereich kornblumenblau, einzelne Zellen im übrigen Par. violett. Im September 1950 keine Parenchymfärbung mehr, nur einzelne Zellen in der Sub. (nahe dem Schnittrand) jetzt grünblau, diese Zellen ebenso wie die Schließzellen durch NH_3 grün verfärbt, die meisten Epidermiszellen dagegen gelb.

Auch bei *Chondrilla* scheinen die Speicherstoffe — wenigstens im Sommer — mehr oder weniger auf die Epidermis beschränkt zu sein. Die Rha-Färbung sämtlicher peripherer Gewebelagen muß dabei vorläufig noch ungeklärt bleiben.

3. *Polygonum viviparum:*	Rha	Ep. +	Sub. +	Par. +
	Chr	Ep. –	Sub. –	Par. –
7. 7. 1950: 30 Minuten	NR	Ep. + –	Sub. +	Par. +
	Brbl	Ep. –	Sub. +	Par. +

Kräftigste Färbung in der Subepidermis.
Rha: Mit feinen dunkelroten Tropfen in der Ep., blaustichigen Körnchen in der Sub. und in zahlreichen übrigen Parenchymzellen.
NR: Ep. sehr blaßrosa, Sub. und zahlreiche Parenchymzellen tropfig bis körnig entmischt.

4. *Actaea spicata:*	Rha	Ep. +	Sub. +	Par. –
	Chr	Ep. –	Sub. –	Par. –
13. 4. 1950: 30 Minuten	NR	Ep. +	Sub.	Par. –
	Brbl	Ep. +	Sub.	Par. –

Rha: Ep. und Sub. violettrot.
Chr: Nur intensive Membranfärbung um den Haaransatz herum.
NR: Ep. blaßrosa, Sub. kräftig erdbeerrot.
Brbl: Ep. Körnchen oder Tropfen, Sub. teilweise diffuse Färbung.

5. *Anemone ranunculoides:*	Rha	Ep.	Sub. + +	Par. –
	Chr	Ep.	Sub. + –	Par. –
1. 4. 1950: 30 Minuten	NR	Ep.	Sub. +	Par. + –
	Brbl	Ep.	Sub. + +	Par. + –

NR: Ep. violettrot, Sub. und einzelne Parenchymzellen ziegelrot.
Brbl: Ep. schwach kornblumenblau, Sub. und Par. himmelblau.

6. *Dentaria enneaphyla:*	Rha	Ep. + +	Sub. +	Par. – +
	Chr	Ep. –	Sub. –	Par. –
26. 3. 1950: 30 Minuten	NR	Ep. + +	Sub. +	Par. +
	Brbl	Ep. +	Sub. +	Par. + –

Rha: Ep. violettrot, Sub. blaßrosa, zuweilen auch rote Körnchen, im übrigen Par. nur einzelne Zellen gefärbt.
NR: Ep. violettrot, Sub. ziegelrot, Par. desgleichen, aber heller.
Brbl: Ep. kornblumenblau, Sub. und zahlreiche Parenchymzellen violettblau.

7. *Diplotaxis tenuifolia:*	Rha	Ep.	Sub. –	Par. –
	Chr	Ep. – +	Sub. –	Par. –
25. 8. 1949: 30 Minuten	NR	Ep. – +	Sub. + +	Par. +
	Brbl	Ep. – +	Sub. –	Par. –

Rha: Die violettrote Epidermisfärbung nach 80 Minuten ausgewaschen.
NR: Deutliche Epidermisfärbung fand ich nur einmal, am 14. 10. 1949.
Brbl: Nur grünblaue Wundrandfärbung in der Epidermis.

8. *Trifolium incarnatum*:

12. 4. 1950: 30 Minuten

Rha	Ep. +	Sub. + +	Par. +
Chr	Ep. —	Sub. —	Par. —
NR	Ep. +	Sub. + +	Par. +
Brbl	Ep. +	Sub. + +	Par. +

NR: Ep. violettrot, Sub. rosa, außerdem tiefrote Entmischungskugeln, im übrigen Par. nur solche.
Brbl: Ep. eisblau, Sub. kornblumenblau, außerdem mit dunkelroten Entmischungskugeln, im übrigen Par. nur letztere (hier auch schöne Ca-Oxalat-Kristalle).

9. *Cytisus nigricans:*

23. 7. 1950: 30 Minuten

Rha	Ep. + +	Sub. —	Par. —
Chr	Ep. —	Sub. —	Par. —
NR	Ep. + +	Sub. +	Par. +
Brbl	Ep. +	Sub. +	Par. + —

NR: Ep. violettrot, Sub. erdbeerrot, übriges Par. ziegelrot.
Brbl: Ep. eisblau, Sub. kornblumenblau, Par. nur einzelne blaue Zellen.

10. *Genista germanica:*

13. 4. 1950: 25 Minuten

Rha	Ep. +	Sub. —	Par. —
Chr	Ep. — (+)	Sub. + —	Par. —
NR	Ep. +	Sub. + +	Par. + (—)
Brbl	Ep. — +	Sub. +	Par. —

Chr: Schließzellen und Sub. nach 20 Minuten blaßgelb, nach 30 Minuten geschädigt.
NR: Ep. violettrot, Sub. erdbeerrot, außerdem mit dunkelroten Entmischungskugeln, im übrigen Par. nur solche.
Brbl: Sub. kornblumenblau, Ep. am Rande mit schwarzblauen Entmischungskugeln.

11. *Astragalus glycyphyllos*:

18. 3. 1950: 30 Minuten

Rha	Ep. + +	Sub. —	Par. —
Chr	Ep. —	Sub. —	Par. —
NR	Ep. + —	Sub. +	Par. +
Brbl	Ep. — +	Sub. +	Par. + —

Rha: Violettrot.
Chr: Nur Membranfärbung.
NR: Ep. blaßrosa, Sub. und übriges Par. erdbeerrot.
Brbl: Ep. kaum, Sub. besser eisblau, im übrigen Par. himmelblaue Idioblasten.

12. *Astragalus onobrychis:*

18. 6. 1950: 30 Minuten

Rha	Ep. +	Sub. + —	Par. —
Chr	Ep. —	Sub. —	Par. —
NR	Ep. + +	Sub. +	Par. —
Brbl	Ep. —	Sub. +	Par. (+)

Rha: Entmischung in den Epidermiszellen.
NR: Ep. violettrot, Sub. erdbeerrot.
Brbl: Sub. eisblau, violette Idioblasten im übrigen Par.

13. *Viola canina:*

22. 4. 1950: 25 Minuten

Rha	Ep. +	Sub. —	Par. —
Chr	Ep. —	Sub. —	Par. —
NR	Ep. +	Sub. +	Par. +
Brbl	Ep. +	Sub. + +	Par. +

NR: Violettrote Ep. und ziegelrotes Par.
Brbl: Eisblaue Ep. und blauviolettes Par.

14. *Echium vulgare:*	Rha	Ep. +	Sub. + +	Par. +
	Chr	Ep. + –	Sub. –	Par. –
2. 10. 1949: 20 Minuten	NR	Ep. +	Sub. + +	Par. +
	Brbl	Ep. + –	Sub. + +	Par. –

Chr: Färbung schon bei pH 3, aber nekrotische Plasmolyseformen.
NR: Parenchymzellen durchwegs erdbeer- bis gelbrot, einzelne derartig gefärbte Zellen auch in der Ep. neben violettroten.
Brbl: Ep. schwach weißblau, Sub. kräftig kornblumenblau, im übrigen Par. einzelne Zellen mit Körnchenspeicherung. (Ergänzende Untersuchung in Toluidinblau, pH 10, 10 Minuten: nur Sub. schwach gefärbt.)

15. *Satureia vulgaris*:	Rha	Ep. + + –	Sub. + +	Par. +
	Chr	Ep. +	Sub. –	Par. –
27. 8. 1949: 30 Minuten	NR	Ep. +	Sub. + +	Par. +
	Brbl	Ep. – +	Sub. +	Par. –

Rha: Ep. rosa, außerdem teilweise mit blaukörniger Gerbstoffällung, solche aber nicht in den Zellen, die Ca-Oxalat-Kristallbüschel enthalten, Par. diffus rotviolett.
NR: Ep. blaßviolettrot, mehr oder weniger tropfig entmischt, Sub. kräftiger rotviolett, übriges Par. ziegelrot.
Brbl: In der Ep. nur Wundrandfärbung.

16. *Valeriana officinalis:*	Rha	Ep. + +	Sub. + +	Par. +
	Chr	Ep. – (+)	Sub. – +	Par. –
23. 7. 1950: 30 Minuten	NR	Ep. +	Sub. + +	Par. +
	Brbl	Ep. – +	Sub. +	Par. +

Rha: Ep. violettrosa, Sub. dunkelrot, in allen Lagen dunkle Entmischungskugeln (große in der Ep., kleine im Par.).
Chr: Schließzellen und Sub. blaßgelb.
NR: Ep. violettrot, Sub. erdbeerrot, übriges Par. ziegelrot.
Brbl: Ep. blaßeisblau, Sub. kornblumenblau, übriges Par. violett.

17. *Anthemis tinctoria:*	Rha	Ep.	Sub. + +	Par. +
	Chr	Ep.	Sub. + +	Par. –
18. 7. 1950: 40 Minuten	NR	Ep.	Sub. + +	Par. +
	Brbl	Ep. –	Sub. + –	Par. –

Rha: Ep. diffus violettrot, im Par. neben diffuser Färbung blaukörnige Fällung.
NR: Ep. violettrot, im Par. neben diffus erdbeerroter Färbung dunkle Entmischungstropfen.
Brbl: Nur einzelne Subepidermiszellen grünlich blau.

18. *Senecio Jacobaea:*	Rha	Ep.	Sub. –	Par. –
	Chr	Ep. –	Sub. – (+)	Par. –
19. 8. 1950: 20 Minuten	NR	Ep. +	Sub. +	Par. +
	Brbl	Ep. – +	Sub. –	Par. –

Chr: In der Sub. chlorophyllfreie Zellstreifen gefärbt.
NR: Ep. violettrot, Sub. erdbeerrot, Par. ziegelrot.
Brbl: Nur Wundrandfärbung in der Ep.

19. *Carduus nutans:*

NR: Violettrote Sub. und ziegelrotes übriges Par.

Weiter wurden 75 Pflanzen untersucht, die keine durchgreifende Differenzierung erkennen ließen, die sich entweder in mehreren Gewebelagen anfärbten oder bei denen die Tinktion mit den verschiedenen Farbstoffen verschieden ausfiel. Ich verzichte auf die Wiedergabe der betreffenden Protokolle. Einzelne Fälle bedürfen noch näherer Untersuchung.

Ergebnisse des dritten Abschnittes.

Bei fast allen untersuchten Pflanzen verhielten sich Epidermis und Parenchym gegenüber den verwendeten basischen Vitalfarbstoffen deutlich verschieden; in einigen Fällen ließ außerdem die subepidermale Parenchymlage (Subepidermis) eine besondere Differenzierung erkennen.

Der Unterschied in der Farbstoffspeicherung war dabei wahrscheinlich durch den Gehalt an Speicherstoffen gegeben, der sich oft auf eine einzige Gewebelage, insbesondere die Epidermis, zu beschränken schien.

Als solche Speicherstoffe kommen neben Gerbstoffen, die oft auch Niederschlagsverbindungen mit den Farbstoffen eingehen, vermutlich die weit verbreiteten, aber mikrochemisch schwer faßbaren Flavonole in Betracht (vgl. Guilliermond-Atkinson 1941).

Dazu kommen sicher auch noch bisher chemisch nicht erfaßte Substanzen (vgl. Dangeard 1947).

Am klarsten war die unterschiedliche Speicherfähigkeit der benachbarten Gewebe zu erkennen, wo alle oder wenigstens ein Teil der verwendeten Farbstoffe entweder die Epidermis oder das Parenchym allein anfärbten.

Unter den 33 Versuchspflanzen mit deutlich bevorzugter Epidermisfärbung wählte ich *Medicago sativa* (S. 553) und *Ballota nigra* zu ausführlicherer Darstellung aus; die übrigen Protokolle sind nur gekürzt bzw. in Form von Listen wiedergegeben.

Medicago speicherte Rhodamin und Chrysoidin nur in der Epidermis, Neutralrot und Brillant-Cresylblau auch im Parenchym, doch mit einem anderen Farbton, der wahrscheinlich Ionenspeicherung anzeigt. Mit Akridinorange fand ich im Sommer 1949 nur die Epidermis grün fluoreszierend (chemische Farbstoffbindung; siehe Höfler 1948); im November 1950 zeigte die Subepidermis kräftigere Grünfluoreszenz als die Epidermis. Vielleicht liegt hier eine jahreszeitliche Verschiebung im Speicherstoffgehalt vor; doch wurde diese Frage vorläufig nicht näher verfolgt.

Ballota speicherte Chrysoidin und Brillant-Cresylblau nur in der Epidermis, Neutralrot in der Epidermis violettrot (wohl chemische Speicherung), im Parenchym erdbeerrot (wahrscheinlich Ionenspeicherung, durch NH_3 entfärbbar). Rhodamin wurde auch in beiden Geweben aufgenommen, jedoch im Parenchym leicht wieder ausgewaschen. Akridinorangefärbung gelang mir — wenigstens im November 1950 — nicht.

Unter 22 Pflanzen mit deutlich leichterer Färbbarkeit des Parenchyms bieten *Coronilla varia* sowie *Lysimachia nummularia* und *L. punctata* besonders geeignete Protokollbeispiele.

Coronilla zeigte nach allen vier Farbstoffen intensiv gefärbte Parenchymzellen, während die Epidermis gewöhnlich farblos blieb (nur ganz junge Stengelteile ließen ausnahmsweise auch schwache Epidermisfärbung neben intensiver Parenchymfärbung erkennen). Aus der grünen Fluoreszenz des Parenchyms in Akridinorange kann man auf chemische Bindung des Farbstoffes im Parenchym schließen (s. o.); in der Epidermis fluoreszierten nur die Schließzellen grün, die übrigen Epidermiszellen blieben dunkel.

Auch *Lysimachia* speicherte alle vier Farbstoffe lebhaft im Parenchym, während die Epidermis nur einmal und nur schwach gefärbt erschien; gewöhnlich blieb sie ganz farblos.

Weitere gute Beispiele für die Nicht-Färbbarkeit der Epidermis bei intensiver Parenchymfärbung sind *Hydrangea opuloides* und *Hedysarum obscurum*. Die Subepidermis zeichnet sich bei diesen beiden nach Neutralrotfärbung durch violettroten Farbton aus. Diesen hatte ich auch im Parenchym von *Coronilla* und *Lysimachia* angetroffen. Im übrigen kommt jedoch der violettrote Farbton der Neutralrotfärbung weit häufiger der Epidermis zu, während das Parenchym im allgemeinen einen erdbeer- bis gelbroten Farbton zeigt. Solche Unterschiede hatte Höfler (1947—1949) schon vielfach beobachtet, und ich fand sie bei der großen Mehrzahl der 95 Versuchspflanzen, die die verwendeten Farbstoffe, besonders Neutralrot, in mehreren Gewebelagen speicherten.

In einigen Fällen fand ich die Subepidermis, das ist die äußerste, unter der Epidermis gelegene Parenchymlage, durch Farbton oder Speicherform besonders ausgezeichnet, was für meine Untersuchungen, die sich ja auf die entwicklungsgeschichtlichen Studien Winklers gründen, von großer Bedeutung ist.

So zeigten *Armeria alpina, Cytisus nigricans, Valeriana officinalis, Chondrilla juncea* und *Senecio Jacobaea* u. a. bei Neutralrotfärbung die Epidermis violettrot, die Subepidermis erdbeerrot, während sich im übrigen Parenchym zahlreiche zerstreute ziegelrote Zellen fanden. *Hydrangea opuloides, Lathyrus megalanthus*

und *Carduus nutans* hatten sogar violettrote Subepidermis neben ungefärbter Epidermis und einigen ziegelroten Zellen im übrigen Parenchym. Bei *Vicia cracca* endlich beobachtete ich in der Subepidermis allein Speicherung des Neutralrot. *Onobrychis arenaria* wiederum färbt mit Chrysoidin nur die Subepidermis und diese besonders intensiv an. *Anthemis tinctoria* zeigte in Chrysoidin Epi- und Subepidermis, nicht aber das übrige Parenchym gefärbt. In Brillant-Cresylblau färbte sich bei *Astragalus onobrychis* die Subepidermis eisblau, während sich im übrigen Parenchym nur violette Idioblasten fanden. Bei *Actaea spicata* und *Iris pseudacorus* wurden alle verwendeten Farbstoffe — außer Chrysoidin — in Epi- und Subepidermis gespeichert, jedoch nicht im übrigen Parenchym. (Ein letztes *Iris*-Exemplar im Oktober 1950 zeigte nur noch Epidermisfärbung).

Oft unterschied sich die Subepidermis auch im Grade der Entmischung von den folgenden Parenchymlagen. So war z. B. bei *Saxifraga aizoon* nach 30minutiger Chrysoidinfärbung die Subepidermis diffus angefärbt, während sich in den Zellen des übrigen Parenchyms je eine große goldgelbe Kugel fand. *Epilobium angustifolium* speicherte Neutralrot in der Subepidermis diffus, im übrigen Parenchym dagegen in Form von Körnchen.

Von den aufgeführten Objekten wurden *Coronilla varia, Medicago sativa, Chondrilla juncea* und etwa 50 weitere im Sommer 1949 untersuchte Pflanzen in verschiedenen Exemplaren geprüft, während sich zahlreiche spätere Angaben (Sommer 1950) bisher nur auf ein- bis mehrmalige Beobachtung an einem einzigen Exemplar beziehen.

Zusammenfassend läßt sich also sagen, daß Epidermis und Parenchym sich in der Art der Farbstoffspeicherung ganz allgemein unterscheiden, daß außerdem in einer ganzen Reihe von Einzelfällen die subepidermale Parenchymschichte in ihrem Vitalfärbeverhalten vom übrigen Parenchym abweicht.

Rhodamin und Chrysoidin wurden besonders häufig nur von einer Gewebeschichte — meist der Epidermis — gespeichert. Neutralrot und Brillant-Cresylblau dagegen färbten in meinen Versuchen meist mehrere Gewebelagen. Mit diesen beiden Vitalfarbstoffen zeigen aber Epidermis und Parenchym vielfach einen unterschiedlichen Farbton. So fand ich in meinen Versuchen im allgemeinen die Zellsäfte der Epidermis mit Neutralrot bzw. Brillant-Cresylblau violettrot bzw. eis- oder grünblau, welcher Farbton nach Höfler (1947—1949) bzw. Wiesner (1950) in vielen Fällen auf chemische Bindung des Farbstoffs zurückzuführen sein dürfte. Im Parenchym traf ich dagegen mit den beiden genannten Farb-

stoffen gewöhnlich einen erdbeerroten bzw. kornblumenblauen Farbton an, der wohl meist einer Ionenfärbung entspricht. Epidermis und Parenchym wären in diesen Fällen also durch ihren verschiedenen Gehalt an Speicherstoffen unterschieden.

Rückblick.

Durch seine Studien an Periklinalchimären erkannte Hans Winkler die entwicklungsgeschichtlich frühe Sonderung der Epidermis, der subepidermalen Parenchymlage und der folgenden Grundgewebeschichten. Auf Grund dieser Erkenntnis durfte man auch bei der genetisch einheitlichen Pflanze gewisse Unterschiede zwischen den einzelnen peripheren Gewebelagen des Stengels erwarten.

Die Permeabilitätsstudien Höflers und Stieglers (1921, 1930) haben solche Unterschiede zwischen Epidermis und Parenchym bereits an einigen Pflanzen (z. B. *Gentiana Sturmiana*) erwiesen, Url (1951/52) hat weitere Beispiele beschrieben. Die vorliegenden Untersuchungen sollten nun der Frage nachgehen, wieweit solche Unterschiede allgemeiner verbreitet sind. Während aber die genannten Permeabilitätsstudien sich mit den Verschiedenheiten des Zytoplasmas der betreffenden Gewebszellen befassen, habe ich vor allem nach chemischen Verschiedenheiten der Zellsäfte gesucht. Besondere Aufmerksamkeit widmete ich dabei einer Differenzierung der subepidermalen Gewebelage, die bisher keine Beachtung fand.

Unter diesem Gesichtspunkt der chemischen Schichtensonderung prüfte ich einerseits bekannte Tatsachen, wie die auf gewisse Gewebelagen beschränkte Anthozyanführung; andererseits stellte ich auch neue Untersuchungen an durch Eigenfluoreszenzprüfung und Vitalfärbung. Meine Ergebnisse sind am Schluß der Hauptversuchsreihen zusammengefaßt; Verteilung von Anthozyan und verwandten Stoffen S. 531, Prüfung der Eigenfluoreszenz der Zellsäfte S. 549, Vitalfärbung mit basischen Farbstoffen S. 566.

Aus diesen Versuchen geht deutlich die fast ausnahmslose stoffliche Verschiedenheit der Zellsäfte der Epidermis- und der Parenchymzellen hervor. Die subepidermale Lage weicht jedoch — abgesehen von der Anthozyanführung — nur in einzelnen Fällen vom übrigen Parenchym ab.

Diese Ergebnisse zeigen, daß die entwicklungsgeschichtlichen Befunde, die die frühzeitige Sonderung von Epidermis, Subepidermis und folgenden Parenchymlagen aufzeigen, in der chemischen Differenzierung dieser Gewebelagen ihre Bestätigung finden.

Literaturverzeichnis.

Blank, 1947: The anthocyanin Pigments of Plants. Bot. Rev. 13.
Cavazza, L. E., 1910: Tannini e colori. Ricerche microchimiche. Zeitschr. f. wiss. Mikr. **27**, 34.
Combes, R., 1913: Untersuchungen über den chemischen Process der Bildung der Anthocyanpigmente. Ber. d. D. Bot. Ges. **31**, 570.
Czapek, Fr., 1913/20/21: Biochemie der Pflanzen I, II, III, Jena.
Dangeard, P. A., 1932: Note sur la formation des granules chromatiques dans le cytoplasme de quelques algues sous l'influence des colorants vitaux. Le Botaniste **24**, 157.
Dangeard, P., 1947: Cytologie végétale et cytologie générale. Paris.
Dherré, Ch., 1933: Nachweis der biologisch wichtigen Körper durch Fluoreszenz und Fluoreszenzspectren. Abderhalden II, 3, Teil 4.
Drawert, H., 1937: Das Verhalten der einzelnen Zellbestandteile fixierter pflanzlicher Gewebe gegen saure und basische Farbstoffe bei verschiedener Wasserstoffionenkonzentration. Flora **32**, 91.
— 1939: Zur Frage der Stoffaufnahme durch die lebende pflanzliche Zelle, I. Versuche mit Rhodaminen. Planta **29**, 376.
— 1940: Desgleichen, II. Die Aufnahme basischer Farbstoffe und das Permeabilitätsproblem. Flora **34**, 159.
Freudenberg, K., 1921: Nachweis, Isolierung, Abbau- und Aufbaustudien auf dem Gebiete der Gerbstoffe. Abd. Abt. 1, Teil 10, Heft 2.
Guilliermond, A. et Obaton, F., 1934: Sur l'action du p_H du milieu dans la coloration vitale des cellules végétales. C. R. Soc. Biol. **116**, 984.
Guilliermond, A. and Atkinson, L. R., 1941: The Cytoplasm of the Plant. Cell. Chronica Botanica Company, USA.
Hayashi, K., 1937: Studien über Anthocyane III; Über den Farbstoff der scharlachroten Blüten von Lycoris radiata. Acta Phytochimica **10**, 139.
Haitinger, M., 1938: Fluoreszenzmikroskopie (ihre Anwendung in der Histologie und Chemie), Leipzig.
Haitinger, M. und Linsbauer, L., 1933: Die Grundlagen der Fluoreszenzmikroskopie und ihre Anwendung in der Botanik. Beih. Bot. Centralblatt **50**, 432.
Höfler, K., 1932: Vergleichende Protoplasmatik. Ber. d. D. Bot. Ges. **50**, 53.
— 1934: Neuere Ergebnisse der vergleichenden Permeabilitätsforschung. Ber. d. D. Bot. Ges. **52**, 355.
— 1946: Sur la coloration vitale des vacuoles par l'orange d'acridine et le rouge neutre. C. R. **223**, Nr. 7, 335.
— 1947: Was lehrt die Fluoreszenzmikroskopie von der Plasmapermeabilität und Stoffspeicherung? Mikr. **2**, 13.
— 1948: Einige Nekrosen bei Färbung mit Acridinorange. Sitzber. Öst. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., Abt. 1, **156**, 585.
— 1949 a: Fluochromierungsstudien an Pflanzenzellen. Mikroskopie, Sonderheft Fluor. mikr. (Haitinger-Denkschrift).
— 1949 b: Fluoreszenzmikroskopie und Zellphysiologie. Biologia generalis, Heft 1.
Höfler, K. und Stiegler, A., 1921: Ein auffälliger Permeabilitätsversuch in Harnstofflösung. Ber. d. D. Bot. Ges. **39**, 157.
— — 1930: Permeabilitätsverteilung in verschiedenen Geweben der Pflanze. Protoplasma **9**, 469.
Hofmeister, L., 1948: Vitalfärbungsstudien mit Chrysoidin. Sitzber. Öst. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., Abt. 1, **157**, 1—5.

Irwin, M., 1923: The penetration of dyes as influenced by hydrogen ion concentration. Journ. Gen. Physiol. **5**, 727.

Johannes, H., 1941: Beitrag zur Vitalfärbung von Pilzmycelien II, Die Inturbanz der Färbung mit Rhodaminen. Protopl. **36**, 181.

Jonescu, St., 1941: (siehe Ber. d. D. Bot. Ges. 1941), S. 305.

Klein, G., 1922: Der histochemische Nachweis der Flavone. Sitzber. Öst. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. Abt. 1, **131**, Heft 1—3.

Klein, G. und Werner, O., 1922: Ein Beitrag zur Physiologie und Verbreitung der Flavone. Hoppe-Seylers Zeitschr. für Physiol. Chemie **143** (Band 1925).

Krenke, N. P., 1933: Wundkompensation, Transplantation und Chimären bei Pflanzen. Berlin (Springer-Verlag).

Küster, E., 1918: Über die Vitalfärbung der Pflanzenzellen I. Zeitschr. f. wiss. Mikr. **35**, 95.

— 1926: Beiträge zur Kenntnis der Plasmolyse. Protopl. **1**, 73.

— 1929: Beobachtungen an verwundeten Zellen. Protopl. **7**, 150.

— 1942: Vitalfärbung und Vakuolenkontraktion. Z. f. wiss. Mikr. **58**, 245.

Lange, F., 1927: Vergleichende Untersuchungen über die Blattentwicklung einiger Solanum-Chimären und ihrer Elterarten. Planta **3**, 181.

Linsbauer, K., 1930: Die Epidermis. Handb. d. Pflanzenanat. 1. Abt. 2. Teil, Bd. IV.

Linser, H., 1930: Fluoreszenzanalytische Untersuchungen an Pflanzen. Diss. phil. Fak. Univ. Wien.

Luhan, M., 1947: Die Goldendodermis der Farne. Sitzber. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. Abt. I, **156**, 1.

Metcalfe, C. R. and Chalk, L., 1950: Anatomy of the Dicotyledons. Oxford University Press.

Molisch, H., 1923: Mikrochemie der Pflanze. 3. Aufl. Jena.

Molisch, H. und Goldschmiedt, G., 1901: Über Scutellarin, einen neuen Körper bei Scutellaria und anderen Labiaten. Sitzber. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. Abt. I, **110**, 185.

Noack, Kurt, 1918: Untersuchungen über den Anthocyanstoffwechsel auf Grund chemischer Eigenschaften der Anthocyangruppe. Zeitschr. für Botanik 11.

— 1922: Physiologische Untersuchungen an Flavonolen und Anthocyanen. Zeitschr. für Botanik 14.

Overton, E., 1899: Beobachtungen und Versuche über das Auftreten von rothem Zellsaft bei Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. **33**, 171.

— 1900: Studien über die Aufnahme der Anilinfarben durch die lebende Zelle. Jahrb. f. wiss. Bot. **34**, 669.

Peche, 1913: Über eine neue Gerbstoffreaktion und ihre Beziehung zu den Anthocyanen. Ber. d. D. Bot. Ges. **31**, 462.

Pfeffer, W., 1886: Über Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen. Ein Beitrag zur Mechanik des Stoffaustausches. Unters. Bot. Inst. Tübingen, **2**, 179.

Radley, I. A. and Grant, J., 1933: Fluorescence Analysis in Ultraviolet light. London.

Renner, O. und Voss, M., 1942: Zur Entwicklungsgeschichte randpanaschierter Formen von Prunus, Pelargonium, Veronica und Dracaena. Flora 135.

Ruhland, W., 1908: Beitrag zur Kenntnis der Permeabilität der Plasmahaut. Jahrb. f. wiss. Bot. **46**, 1.

Schindler, H. und Toth, A., 1950: Zur Anatomie des Blattes von Coelogyne flaccida; Phyton Vol. **2**., Fasc. 1—3.
Shibata, K. und Kishada, M., 1916: Untersuchungen über das Vorkommen und die physiologische Bedeutung der Flavonderivate in den Pflanzen. Referat: Bot. Zentralbl. **82**, 343. (Ein Beitrag zur chem. Biol. der alpinen Gewächse.)
Solereder, H., 1899—1908: Systematische Anatomie der Dikotyledonen. Stuttgart.
Solereder, H. und Meyer, F. J., 1930: Systematische Anatomie der Monokotyledonen.
Strugger, S., 1936: Beiträge zur Analyse der Vitalfärbung pflanzlicher Zellen mit Neutralrot. Protopl. **26**, 56.
— 1938: Die Vitalfärbung des Protoplasmas mit Rhodamin B und 6 G. Protopl. **30**, 85.
— 1940 a: Die Kultur von Dydimium nigripes aus Myxamöben mit vitalgefärbtem Plasma und Zellkernen. Zeitschrift f. wiss. Mikroskopie **57,** 415.
— 1940 b: Neues über die Vitalfärbung pflanzlicher Zellen mit Neutralrot. Protopl. **44**, 601.
1949: Praktikum der Zell- und Gewebsphysiologie der Pflanze. 2. Aufl. Berlin.
Thielke, Ch., 1951: Über die Möglichkeiten der Periklinalchimärenbildung bei Gräsern. Planta 39.
Tunmann, O. und Rosenthaler, L., 1931: Pflanzenmikrochemie. 2. Aufl., Berlin.
Url, W., 1951: Permeabilitätsverteilung in den Zellen des Stengels von Taraxacum officinale und anderer krautiger Pflanzen. Protoplasma 40, 475.
— 1952: Unterschiede der Plasmapermeabilität in den Gewebeschichten krautiger Stengel. Physiologia plantarum =.
De Vries, H., 1871: Sur la perméabilité du protoplasma des betteraves rouges. Arch. Néerland. des sc. exactes et naturelles T. **VI**, 245.
Waldheim, W., 1949: Differentialfärbung mit Rhodamin B. Mikr. **4**, 46.
Weber, Fr., 1929: Protoplasmatische Pflanzenanatomie. Protopl. 8, 291.
Wiesner, G., 1950: Untersuchungen über Vitalfärbung mit verschiedenen basischen Hellfeldfarbstoffen. Diss. phil. Fak. Univ. Wien.
Willstätter, R. und Mitarbeiter, 1913—1916: (Arbeiten über die chem. Konstitution des Anthocyans) Liebigs Annalen **401**, **408** u. **412**.
Winkler, H., 1908: Solanum tubingense, ein echter Pfropfbastard zwischen Tomate und Nachtschatten. Ber. d. D. Bot. Ges. **24** a, Heft 8, 595.
— 1909: Weitere Mitteilungen über Pfropfbastarde. Zeitschr. f. Bot. I, Heft 5, 315.
— 1910: Über das Wesen der Pfropfbastarde. Vorl. Mitteilg. Ber. d. D. Bot. Ges. **28**, 116.
— 1912: Untersuchungen über Pfropfbastarde. I. Teil, Jena.
— 1913: Die Chimärenforschung als Methode der experimentellen Biologie. Sitzber. d. phys.-med. Ges. zu Würzburg.
— 1935: Chimären und Burdonen. Die Lösung des Pfropfbastardproblems. Der Biologe, 1935, Heft 9, 279.
Wulff, H. D., 1934: Lebendfärbungen mit Chrysoidin. Planta **22**, 70.
Wissemann, 1911: Über die topographische Verteilung von Anthocyan und Gerbstoff in der Pflanze. Diss. Göttingen.